



3101
Z

ZEITSCHRIFT
FÜR
INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-
UND
VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN VON

E. BAUR (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),
G. STEINMANN (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

E. BAUR (BERLIN)

XVIII. Band

1917

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1917

161194
21/4/21

QH
431
A1176
v.118

Inhalt

I. Abhandlungen

	Seite
Haecker, V. , Über eine entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel . . .	1—21
Hartmann, Otto , Über die temporale Variation bei Copepoden (Cyclops, Diaptomus) und ihre Beziehung zu der bei Cladoceren	22—43
Lenz, Fritz , Alternative Modifikationen bei Schmetterlingen	93—103
Renner, O. , Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren . .	121—294
Seiler, J. , Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden	81—92
Siemens, Hermann W. , Die Erbllichkeit des sporadischen Kropfes	55—80

II. Kleinere Mitteilung

Lenz, Fritz , Der Erhaltungsgrund der Myrmekophilie	44—46
--	-------

III. Referate

Baart de la Faille, C. J. , Statistische Onderzoekingen bij <i>Senecio vulgaris</i> L. (Baart de la Faille)	61
— On the Logarithmic Frequency Curve and its Biological Importance (Baart de la Faille)	61
Bateson, W. and Pellew, Caroline , On the genetics of „rogues“ among culinary peas (<i>Pisum sativum</i>) (Tine Tammes)	60
Blaringhem, E. , Sur la production d'hybrides entre l'Engrain (<i>Triticum monococcum</i> L.) et différents Blés cultivés (Tine Tammes)	48
Boring, Alice M. and Pearl, Raymond , The odd Chromosome in the Spermatogenesis of the domestic Chicken (Seiler)	109
Collins, G. N. and Kempton, J. H. , Inheritance of endosperm texture in sweet \times waxy hybrids of maize (v. Ubisch)	55
Correns, C. , 1915, Über eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der <i>Mirabilis Jalapa</i> (Lehmann)	56
Dewitz , Die wasserstoffsuperoxydzersetzende Fähigkeit der männlichen und weiblichen Schmetterlingspuppen (Rasmuson)	116
— Über die Entstehung der Farbe gewisser Schmetterlingskokons (Rasmuson)	116
— Untersuchungen über die Geschlechtsunterschiede Nr. 2 (Rasmuson) .	116
East, E. M. , The phenomenon of self sterility (v. Graevenitz)	51
Federley, Harry , Chromosomenstudien an Mischlingen (Tischler)	62

	Seite
Gard, Méd., Sur un hybride des <i>Fucus ceranoides</i> L. et <i>F. vesiculosus</i> L. (Tine Tammes)	59
Gregory, R. P., On variegation in <i>Primula sinensis</i> (Tine Tammes) . . .	59
Heribert-Nilsson, N., 1916, Populationsanalysen und Erbliehkeitsversuche über die Selbststerilität, Selbstfertilität und Sterilität bei dem Roggen (v. Graevenitz)	52
— Die Spaltungserscheinungen der <i>Oenothera Lamarckiana</i> (Klebahn) . .	295
Heukels, H., Die Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre (Tine Tammes)	51
Jeffrey, E. C., 1914, Spore condition in hybrids and the Mutation hypothesis of de Vries (Schiemann)	301
Jennings, H. J. and Lashley, K. S., Biparental inheritance of size in <i>Paramecium</i> (Jollos)	120
Maas, Otto, Versuche über Umgewöhnung und Vererbung beim Seidenspinner (Seiler)	110
Metz, Charles W., Chromosome studies on the Diptera II. The paired association of chromosomes in the Diptera, and its significance (Tischler)	104
Mitchell and Powers, Transmission through the resting egg of experimentally induced characters in <i>Asplanchna amphora</i> (v. Graevenitz) . .	108
Morris, Margaret, The Behavior of the Chromatin in Hybrids between <i>Fundulus</i> and <i>Ctenolabrus</i> (Seiler)	108
Nathansohn, A., Saisonformen von <i>Agrostemma Githago</i> L. (v. Ubisch) .	47
Newman, H. H., Modes of Inheritance in Teleost Hybrids (Seiler) . . .	107
— The Modes of Inheritance of Aggregates of meristic (integral) Variates in Polyembryonic Off-spring of the Nine-Banded Armadillo (Seiler) .	105
— Development and Heredity in Heterogenic Teleost Hybrids (Seiler) .	108
Pearl, Raymond, Seventeen years selection of a character showing sexlinked Mendelian inheritance (v. Ubisch)	302
— and Surface, Frank M., On the inheritance of the barred color pattern in poultry (v. Ubisch)	301
Peters, Dr. W., Über Vererbung psychischer Fähigkeiten (Siemens) . . .	111
Reimers, J. H. W. Th., Die Bedeutung des Mendelismus für die Landwirtschaftliche Tierzucht (Frölich)	114
Schulz, A., 1915, Über eine Emmerform aus Persien und einige andere Emmerformen (Schiemann)	48
— 1916, Der Emmer des alten Ägyptens (Schiemann)	48
Seiler, J., Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung (Tischler)	117
Shull, A. F., Inheritance in <i>Hydratina senta</i> (Jollos)	119
Tschermak, E. von, Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreidegruppe (v. Graevenitz)	49
Vavilov, N. J., Immunity to fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics, exemplified in cereals (Fruwirth)	57
Vries, Hugo de, 1915, <i>Oenothera gigas nanella</i> , a Mendelian mutant (Heribert-Nilsson)	54

	Seite
Vries, Hugo de , 1915, Über amphikline Bastarde (Heribert-Nilsson) . . .	54
— 1915, The coefficient of mutation in <i>Oenothera biennis</i> , (Heribert-Nilsson)	54
Wacker, H. , 1916, Einiges über Kartoffelzüchtung (v. Graevenitz) . . .	57

IV. Neue Literatur (1)—(38)

V. Liste der Autoren, von welchen Schriften unter der Rubrik „Neue Literatur“ angeführt sind

Adametz, L. 16.	Benincasa, M. 9.
Adloff, P. 22. 23.	Berry, E. W. 37.
Allard, H. A. 16.	Bertsch, K. 9.
Andrews, E. 16.	Biffen, R. H. 1.
d'Angremond, A. 8.	Blank, E. 22.
Anonym 1. 8.	Bölsche, W. 1.
Antevs, E. 37.	Bonnema, J. H. 33.
Anton, G. 19.	Born, A. 29. 32.
Appel, A. 27.	Boshnakian, S. 9.
Arlt, T. 22. 23.	Botke, J. 22. 33.
Armbruster, L. 1. 16.	Boven, W. 19.
Arthaber, G. v. 32.	Bowman, H. H. M. 9.
Atkinson, G. F. 8.	Braastadt, J. 29.
	Branca, W. 28.
Baart de la Faille, C. J. 8.	Brandegge, K. L. 9.
Babcock, E. B. 8.	Breslawetz, L. 24.
Backlund, H. 37.	Bridges, C. B. 2. 16. 24. 25.
Bagg, H. J. 16.	Bülow, E. U. v. 32.
Bail, O. 8.	Burger, H. 9.
Bailey, C. 1.	
Balls, W. L. 8.	Case, E. C. 34.
Banta, A. M. 16.	Castle, W. E. 2. 16. 25.
Barbour, H. 35.	Caron-Eldingen, v. 9. 26.
Bartlett, H. H. 1. 8.	Caullery, M. 2.
Bassler, H. 37.	Chiffot, J. 9.
Bassler, R. S. 28.	Child, C. M. 2. 22.
Batchelor, L. D. 26.	Chvostek, F. 19.
Bateson, W. 26.	Clark, W. B. and Twitchell, M. W. 31.
Bateson, W. and Pellew, C. 8.	Claussen, R. E. and Goodspeed 2.
Bather, F. A. 31.	Cockayne, E. A. 9. 16.
Becker, W. 8.	Cockerell, T. D. A. 9.
Becquerel, P. 1.	Cohen Stuart, C. P. 26.
Belling, J. 9.	Collins, G. und Kempton, J. 9.
Bemmelen, J. F. van 22.	Collins, G. N. 9.
Benders, A. M. 19.	Conard und Davenport 19.
Benecke, E. W. † 32.	Conklin, E. G. 2.
Benedict, R. C. 9. 21.	Cool, C. and Koopmans, A. N. 9.

Correns, C. 2. 9. 24.
 Coulter, J. M. 2.
 Cragg, E. and Drinkwater, H. 23.
 Cushing, H. 19.
 Cutler, D. and Doncaster, L. 16. 25.

Dahlgren, K. V. O. 9. 21. 24.

Dall, W. H. 31.

Danforth, C. H. 2.

Daniel, L. 9. 10.

Davenport, C. B. 2. 27.

Davis, B. M. 10.

Deecke, W. 28. 31. 32. 33.

Detlefsen, J. A. 16.

Dewitz, J. 16.

Dickerson, R. E. 29.

Diels, L. 2. 21.

Diener, C. 32.

Dietrich, W. O. 2. 35.

Dietz, A. 32.

Dillmann, A. C. 26.

Dollfus, M. G. F. 29.

Domin, K. 21.

Doncaster, L. 25.

Drinkwater, H. 19.

Ducke, A. 16.

Dunn, L. C. 16.

Dürken, B. 16.

East, E. M. 2. 10.

Ebstein, E. 19.

Edgerton, C. W. 26.

Ehik, J. 35.

Eliassow, W. 27.

Emerson, R. A. 2. 10. 24.

Engelhard, C. F. 19.

Erdmann, Rh. and Woodruff, L. 16.

Ernst, A. 10.

Ewart, A. J. 10.

Ewing, H. E. 10.

Eyre, J. V. and Smith, G. 10.

Federley, H. 16. 25.

Fehlinger, H. 2.

Felix, J. 30.

Fernandez, M. 16.

Fischer, E. 24.

Flaksberger, C. 10. 24.

Fossilium Catalogus 29.

Fowler, H. W. 17.

Fraipont, Ch. 29.

Franz, V. 2.

Frech, Fr. 29.

Frets, G. P. 3.

Friedenthal, H. 3.

Fritsch, G. 19.

Frödin, G. 35.

Frost, J. 27.

Fruwirth, C. 10. 26.

Fujii, K. and Kuwada, Y. 24.

Fyan, Miss E. C. 33.

Gates, R. R. 3. 10.

Gates, R. R. und Goodspeed, T. 24.

Geib, K. 35.

Gerhartz, H. 3.

Gerould, J. H. 3.

Gerschler, M. W. 3.

Gildemeister, E. 10.

Girty, G. H. 29.

Goddard, H. H. 19.

Goeldi, E. A. 3.

Goldschmidt, R. 3. 19.

Goodale, H. 17. 22.

Goodrich, H. 25.

Gottschick, F. und Wenz, W. 31.

Graevenitz, L. v. 3.

Grantham, A. E. and Groff, F. 10.

Greil, A. 22.

Grönwall, K. A. 35.

Groth, G. H. A. 10.

Gruber, M. v. und Eucken, R. 27.

Gulick, J. T. 3.

Grunewaldt, J. 23.

Guenther, K. 3.

Güssow, H. T. 10.

Haase-Bessell, G. 10. 24.

Hadding, A. 29. 30.

Haeckel, E. 3.

Haecker, V. 3. 17.

Haenicke, A. 10.

Haldane, J., Sprunt, A. and Haldane, N.

- Halden, B. E. 37.
 Halle, T. G. 37.
 Hallqvist, C. 10. *
 Haniel, C. A. 32.
 Hanseemann, D. v. 3. 17.
 Harris, J. A. 3 11. 17.
 Harris, J. A. and Gortner, R. A. 11.
 Harris, J. A. and Vivian, R. H. 19.
 Hartmann, O. 24.
 Hasebrock, K. 17.
 Hauschild 20.
 Hawkes, O. 22.
 Hay, O. P. 35.
 Heckel, Ed. 11.
 Hede, J. E. 29.
 Heinricher, L. 11.
 Hennig, E. 4. 34.
 Henckemeyer, Aug. 11.
 Heribert-Nilsson, N. 4. 11. 26.
 Hertz, F. 27.
 Hertwig, O. 4.
 Hertwig, P. 4. 17. 25.
 Heuscher, H. 17.
 Heydenreich, E. 4.
 Higgins, D. F. 11.
 Hoffmann, G. 34.
 Hoffmann, G. v. 27.
 Högbom, A. G. 29.
 Holden, R. 11.
 Holmgren, J. 24.
 Høltedahl, O. 29. 31.
 Hoshino, Y. 11.
 Hoyer, H. 36.
 Howard, A. and G. L. C. 11.
 Huene, F. v. 34.
 Hussakof, L. 34.
 Hutten, K. 27.

 I. C. C. 4
 Ikeno, J. 4. 11.
 Isserlis, L. 4.
 Iwanow, E. and Philiptschenko, J. 17.
 Jackel, O. 34.
 Jancke 20.
 Janensch, V. und Dietrich, W. 36.
 Jeffrey, E. C. 4.
 Jennings, H. S. 4.

 Jensen, Hj. 11.
 Johannsen, W. 4.
 Jollos, V. 17.
 Jones, D. F. and Fowler, S. L. 20.
 Jones, D. F. and Mason, S. L. 20.
 Jones, D. T. 11.
 Jones, W. N. and Rayner, M. C. 12.
 Jost, L. 4.
 Jungelsohn, A. 12.

 Kalt, B. 12.
 Kaltenbach, R. 17.
 Kammerer, P. 4.
 Kantorowicz, A. 20.
 Kapteyn, J. C. and Uven, M. J. 4.
 Keller, K. 27.
 Kerner v. Marilaun, A. 4.
 Kernewitz, B. 25.
 Kidston, F. R. S. L. and E. F. G. S. 37.
 Kiebling, L. 12. 26.
 Kittl, E. † 29.
 Klähn, H. 29.
 Klebs, G. 4. 12.
 Klinger, R. und Schöck, E. 12.
 Koehler, O. 17.
 Koenen, A. v. † 32.
 Koernicke, M. 4.
 Kormos, Th. 36.
 Kraus, E. J. 5. 12.
 Krause, A. 20.
 Krieg, H. 22.
 Kristofferson, K. B. 12.
 Kroeber, A. L. 5.
 Kronacher, C. 5.
 Krueger, H. 28.
 Kuiper, W. N. 33.
 Künkel, K. 17.
 Küster, E. 12.

 Lagerheim, G. 12.
 Lamb, W. H. 12.
 Lambe, L. M. 34.
 Lambert, J. 31.
 Lang, W. H. 5.
 Larsson, R. 5.
 Lashley, K. 17.
 Laurens, H. 22.

- Leche, W. 22.
 Lehmann, E. 5.
 Leighty, C. E. 12.
 Lenz, F. 5. 17. 20.
 Lesage, P. 5.
 Lewandowsky, M. 20.
 Liehr, O. 21. 24.
 Little, C. C. 17.
 Loczy v. Locz, L. jun. 32.
 Loeb, J. 17. 25.
 Loescher, W. 31.
 Longo, B. 12.
 Losch, H. 12.
 Lotsy, J. P. 5. 12. 28.
 Lundberg, J. Fr. 26.
 Luschan, F. v. 28.
 Luther, A. 18.
 Luijks, A. van 12.
 Lutz, F. E. 5.

 Macbride, E. W. and Jackson 18.
 McClintock, J. A. 12.
 MacDowell, E. C. 5. 18.
 Mauaresi, A. 12.
 Marshall, E. S. 12. 13.
 Martius, F. 28.
 Martin, R. 5.
 Matthew, W. D. 5.
 Mayer Gmelin, H. 13.
 Medow, W. 20.
 Mehl, M. G. 34.
 Mehl, M. G., Toepelmann, W. C. 34.
 Merriam, J. C. 36.
 Mesnil, F. 13.
 Metz, C. W. 18. 25.
 Meunier, F. 33.
 Micoletzky, H. 5.
 Milewski, A. 6.
 Minchin, E. A. 24.
 Miyoshi, M. 13.
 Model, R. 33.
 Mook, R. R. 33.
 Morgan, T. H. 6. 18.
 Morgan, T. H. A., Sturtevant, A. H.,
 Müller, A. J. und Bridges, C. B. 6. 25.
 Morgenthaler, H. 13.
 Mühldorf, A. 22.

 Müller, K. 21.
 Muller, H. J. 6. 25.
 Munthe, H. 35.
 Murbeck, S. 13. 21.

 Nathorst, A. G. 37.
 Nichols, J. T. 18.
 Nilsson-Ehle, H. 26.
 Nohara, S. 13.
 Nopesa, Fr. v. 34.
 Nordman, V. 36.
 Norregaard, E. M. 29.
 Nowak, J. 33.

 Ochoterena, J. 6.
 Onslow, H. 18.
 Oppenheim, P. 29.
 Orensteen, M. 20.
 Orton, W. A. and Rand, F. V. 13.
 Osborn, H. F. 37.
 Osthoff, Fr. 27.

 Painter, Th. 25.
 Pascher, A. 13. 21.
 Pfaundler, H. v. 20.
 Pearl, R. 6.
 Pearson, K. 6.
 Peiser, H. 20.
 Pellew, C. and Durham, F. M. 13.
 Perner, J. 33.
 Perriraz, J. 6.
 Peters, W. 20.
 Petrankewitsch, A. 22.
 Plahn-Appiani 18.
 Pösch, R. 23.
 Popoff, M. and Konsuleff, St. 21.
 Porzig, M. 18. 27.
 Prengowski, P. 20.
 Pribram, H. 20.
 Pritchard, F. J. 13.
 Prodan, G. 13.
 Punnett, R. C. 6.

 Ranninger, R. 13.
 Rasmuson, H. 13.
 Ravn, J. P. J. 30.
 Ravn, J. P. J. and Vogt, Th. 30.
 Reese, A. M. 18.

- Reichert, E. T. 6.
 Reinke, J. 6.
 Reitter, K. 20.
 Renner, O. 13. 24.
 Richter, R. 31.
 Riddle, O. 6. 18.
 Riebesell, P. 6.
 Riebeth 20.
 Ritchie-Scott, A. 6.
 Robinson, W. L. 32.
 Rodway, L. 13.
 Roemer, Th. 13.
 Rollier, L. 30. 31.
 Rosén, D. 6 7. 13.
 Rosendahl, H. V. 13.
 Rosenhaupt, H. 20.
 Rothmann, M. 20.
 Rüdín, E. 20.
 Rülí, J. 20.
 Rutten, L. 30.

 Sahli, G. 13.
 Salfeld, H. 33.
 Saito, K. und Naganishi, H. 14.
 Saunders, E. R. 14.
 Sazyperow, T. 14.
 Schaede, R. 21.
 Schaper, E. 27.
 Schaxel, J. 7.
 Schiemann, E. 7.
 Schlaginhaufen, O. 23.
 Schlesinger, G. 36.
 Schlosser, M. 36.
 Schmidt, J. 14.
 Schmitz, K. E. F. 7. 14.
 Schneider, W. 7.
 Schöne, G. 18.
 Schönland, S. 7.
 Schroeder, H. 34.
 Schubert, R. 30.
 Schuster, W. 23.
 Schultz, W. 23.
 Schulz, A. 21.
 Schulz, K. 27.
 Schwalbe, G. 23.
 Schwalbe, G. † 36.
 Scott, G. G. 23.

 Sellards, E. H. 37.
 Semmer, G. 7.
 Sernander, B. 38.
 Shamel, A. D. 14.
 Shepherd, F. 14.
 Shull, A. F. 18.
 Shull, F. and Ladoff, S. 23.
 Siebenrock, F. 34.
 Siemens, H. W. 28.
 Sigismund, Fr. 21.
 Simionescu, J. 35.
 Sinnott, E. W. 7.
 Sinnott, E. W. and Bartlett, H. H. 38.
 Sirks, M. J. 7. 14.
 Sjöberg, S. 31.
 Slye, M. 7.
 Smith, W. S. 30. 38.
 Soergel, W. 36.
 Sommer, G. 28.
 Spaeth, R. 23.
 Spriesterbach, J. 30.
 Standish, L. M. 14.
 Stefano, G. de 36.
 Stehlin, H. G. 36.
 Steinach, E. 23.
 Steinach, E. und Holzknecht, G. 23.
 Steiner, G. 21.
 Stockard, C. R. and Papanicolaou, G. 18.
 Stocking, R. J. 18.
 Stolley, E. 33.
 Stomps, T. J. 24.
 Strebel, J. und Steiger, O. 21.
 Stromer, E. 35.
 Stuckey, H. P. 14.
 Stout, A. B. 14.
 Sündermann, E. 14.
 Surface, F. M. and Pearl, R. 7.
 Surface, F. M. 14.

 Tammes, T. 14.
 Tanaka, Y. 18.
 Theisser, T. 22.
 Thomas, R. 18.
 Tischler, G. 24.
 Toldt, K. 7. 23.
 Tornquist, A. 33.
 Toula, F. 30.

- Trabut, L. 14.
 Trotter, A. 14.
 Trouart-Riello 14.
 Trow, A. 25.
 Tschermack, E. v. 26.
 Ubisch, G. v. 15.
 Ulrich, R. 27.
 Unger, W. v. 27.
 Vadász, M. E. 31.
 Vallean, W. D. 15.
 Verloop, J. H. 7.
 Victorin, M. 15.
 Vogt, R. 28.
 Vries, H. de 7. 15. 22.
 Wager, H. A. 7.
 Wagner, J. 15.
 Walcott, Ch. D. 33.
 Walldén, N. J. 26.
 Walton, L. B. 7.
 Wangerin, W. 7.
 Wanner, J. 31.
 Waterfall, C. 15.
 Waterman, H. J. 15.
 Waterman, T. T. 23.
 Watson, D. M. S. 35.
 Weaver, Ch. E. 30.
 Wedekind, R. 33. 34.
 Wegner, Th. 35.
 Weldon, W. 18.
 Weller, S. 31.
 Weinberg, W. 7. 8. 18. 28.
 Wentworth, E. N. 8. 19.
 Wentworth, E. N. and Aubel, E. 19.
 Wenz, W. 32.
 Wepfer, E. 29.
 Werneke, Fr. 19.
 Wester, P. J. 15.
 White 27.
 White, O. E. 15.
 Whitney, D. D. 19.
 Wickham, H. F. 34.
 Wiesner, J. v. 8.
 Winkler, H. 15. 24.
 Willis, J. C. 8. 22.
 Williston, S. W. 35.
 Willmott, A. J. 8.
 Wilson, H. E. 31.
 Wilson, J. 8.
 Wiman, C. 30. 35.
 Winge, H. 36.
 Wolfe, J. K. 15.
 Woodlock, J. 19.
 Worsdell, W. C. 22.
 Wriedt, Ch. 27.
 Wulff, R. 29.
 Wykopaliska Starańskie 30. 37. 38.
 Wylie, R. B. 15.
 Young, A. 8.
 Young, A. und Pearson, K. 8.
 Zeissl, M. v. 28.
 Zikes, H. 15. -
 Zimmermann, W. 15.
 Zsák, E. 15.
 Zuber, R. 30.

Über eine entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel.

Von V. Haecker, Halle a. S.

(Eingegangen 2. November 1916.)

Mehr als auf botanischem Gebiet treten uns bei tierischen Kreuzungen Erblichkeiterscheinungen in den Weg, welche sich nicht ohne weiteres den Mendelschen Regeln fügen. Man hat versucht, durch Einführung mehrerer Hypothesen — insbesondere durch die Annahme der Polymerie, der Faktorenkoppelung und Faktorenrepulsion, der wechselnden Dominanz und der variablen Potenz oder Valenz der Faktoren, der mutativen Abänderung einzelner Gene, der partiellen Sterilität — einen Einklang herzustellen, aber es bleibt immer noch eine Reihe von vorläufig unverständlichen Ergebnissen bestehen.

Es lag nahe, für diese Verhältnisse die allgemeinen Untersuchungsbedingungen verantwortlich zu machen, mit welchen der Tierzüchter zu rechnen hat, vor allem die Unmöglichkeit, durch Selbstbefruchtung reine Linien zu erzielen, sowie die Schwierigkeit in der Beschaffung großer Zahlen, aber in einigen Fällen, so bei Castles Rattenversuchen und bei verschiedenen Taubenkreuzungen ist eine sehr strenge Reinzucht der Stammrassen durchführbar und die Gewinnung verhältnismäßig großer Zahlen möglich gewesen, und trotzdem blieben unüberbrückbare Deutungsschwierigkeiten bestehen.

Ich habe es als eine der Aufgaben der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse¹⁾ betrachtet, in diese besonders auch für die Fragen der menschlichen Vererbung wichtigen Verhältnisse weiter einzudringen, und, obwohl die analytische Erforschung zahlreicher Rassen- und Artmerkmale erst in den Anfängen begriffen ist, so konnte doch

¹⁾ Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1912; Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbgs., 8, 1912, S. 36; 14, 1915, S. 260; Biol. Zentralbl., 36, 1916.

schon jetzt auf Grund einer Zusammenstellung eigener und fremder Untersuchungsergebnisse ein regelmäßiges Verhältnis wenigstens in allgemeinen Umrissen nachgewiesen werden. In kürzester Fassung läßt sich die entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel in folgender Weise ausdrücken:

Merkmale mit einfach-verursachter, frühzeitig autonomer Entwicklung weisen klare Spaltungsverhältnisse auf.

Merkmale mit komplex-verursachter, durch Korrelationen gebundener Entwicklung zeigen häufig die Erscheinung der unregelmäßigen Dominanz und der Kreuzungsvariabilität, sowie ungewöhnliche Zahlenverhältnisse.

Hier zunächst eine terminologische Bemerkung. Die Terminologie ist in der Kausalitätslehre und besonders auf dem Gebiete der biologischen Kausalforschung auch heute noch eine schwankende und speziell der Begriff der Ursache ist bekanntlich vielumstritten. Ich möchte hier, in Anlehnung an Roux¹⁾, unter Ursachen die Gesamtheit der an der Entstehung einer Außeneigenschaft beteiligten, determinierenden, realisierenden und alterierenden „Faktoren“ verstehen, ohne zwischen Ursachen und Bedingungen zu unterscheiden. Da nun aber in vererbungsgeschichtlichem Zusammenhang der Ausdruck „Faktoren“ zweideutig ist, so möchte ich ihn lieber durch das von Driesch²⁾ benutzte Wort „Mittel“ ersetzen. Dabei sind unter Mitteln des Entwicklungsgeschehens ebensowohl die von außen kommenden Reize, Energien und Baustoffe, als auch die inneren, physiologischen Mittel, d. h. die auf Wachstum, Zellteilungsordnung und Differenzierung beruhenden Teil- oder Zwischenprozesse der Entwicklung zu verstehen.

Es ist ferner zu sagen, daß die Ausdrücke „einfach“ und „komplex“ natürlich nur relativ zu nehmen sind. Denn bei dem heutigen Stande unserer entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse können wir für keine einzige Außeneigenschaft und ihre Varianten die Gesamtheit der entwicklungsgeschichtlichen Mittel vollzählig angeben. Es ist daher nicht immer möglich, ein Entwicklungsgeschehen ohne weiteres als einfach anzusprechen oder beim Vergleich zweier Außeneigenschaften zu sagen: die eine komme durch einfache, die andere durch komplexe Mittel zustande. Es können ja Mittel beteiligt sein, die einem noch ganz un-

¹⁾ W. Roux, Terminologie der Entwicklungsmechanik. Leipzig 1912, S. 427 und: Über die bei der Vererbung usw. anzunehmenden Vorgänge. Verh. Naturf. Ges. Brünn, 49. Bd., Brünn 1911, S. 297, Anm. 4.

²⁾ H. Driesch, Die Physiologie der tierischen Form. Erg. Phys., V, 1906, S. 59.

erschlossenen Gebiete der Physiologie angehören, wie z. B. die Wirkung der Hormone auf Wachstum und Formbildung noch vor wenigen Jahren unbekannt war.

Immerhin sind wir in vielen Fällen durchaus imstande und berechtigt, innerhalb einer bestimmten Gruppe von Eigenschaften oder Eigenschaftsvarianten die Entwicklung der einen als einfach-, die der andern als komplex-verursacht zu bezeichnen. So kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Farbe einer gleichmäßig schwarzen Vogelfeder auf einfachere Weise, d. h. durch eine geringere Zahl von entwicklungsgeschichtlichen Mitteln erzeugt wird, als das Schieferblau oder Blaugrau der Felsentaube oder das glänzende Blau vieler tropischer Vögel. Denn hier kommt neben dem Chemismus der Melaninbildung und den Ursachen, durch welche das dunkle Pigment in der Unterfläche der Rami lokalisiert wird, die Entstehung besonderer Strukturverhältnisse in Betracht, welche die Reflexion der blauen Strahlen bedingen. Bei lebhaft grünen Federn ist noch die Entwicklung des gelben Lipochroms zu berücksichtigen und z. B. bei den grünen, schwarz gerandeten Halsfedern des Amherstfasans außerdem eine bestimmte Verteilung des Melanins innerhalb der ganzen Federn. Alle diese Verhältnisse sind durch besondere, mit dem Eiweißstoffwechsel, mit der Zelldifferenzierung und mit dem Wachstum des Federkeims zusammenhängende Entwicklungsmittel bedingt, so daß hier, im Gegensatz zur schwarzen Feder, ganz sicher von einer hochgradigen Komplexität des Entwicklungsgeschehens gesprochen werden kann.

In ähnlicher Weise, wie zwischen einfacher und komplexer Entwicklung, ist selbstverständlich auch zwischen Autonomie und korrelativer Bindung keine scharfe Grenze zu ziehen, obwohl sich auch hier, wie wir sehen werden, die extremen Vorkommnisse deutlich hervorheben.

Schon früher¹⁾ war ich zu der Ansicht gelangt, daß bei Rassenverschiedenheiten, die im wesentlichen auf Unterschieden im Chemismus des ganzen Körpers oder der einzelnen Zellen beruhen und bei denen wachstums- und zellteilungsgeschichtliche oder histogenetische Verhältnisse keine Rolle spielen, die Spaltungserscheinungen in besonders reiner Form hervortreten. Ich habe dabei auf die Farbenrassen der Mäuse und die Blütenfarbenrassen von *Antirrhinum* hingewiesen, welche heute als die Schulbeispiele der Mendelforschung gelten.

¹⁾ Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbgs., 14, 1915, S. 277.

Nun läßt sich allerdings, wie am Schluß der Mitteilung gezeigt werden soll, dieser Satz nicht in vollem Umfang aufrecht erhalten, aber zweifellos besteht er im wesentlichen für die Farbenunterschiede der Nager zu Recht, soweit diese auf Verschiedenheiten in der Farbe und Dichtigkeit der Pigmentkörner, also auf qualitativen und quantitativen Verhältnissen des Zellenchemismus beruhen (Pigmentfarben-Regel). Tatsächlich zeigen denn auch die Hauptfarben und ihre verdünnten (diluten) Parallelen bei der Bastardierung ein hohes Maß von erblicher Konstanz und gegenseitiger erblicher Unabhängigkeit, und die Faktorenhypothese feiert hier, was die glatte Deutung und Vorausberechnung der Ergebnisse anbelangt, ihre höchsten Triumphe. Wenn z. B. bei der Kreuzung von schwarzen und hellbraunen Mäusen und andererseits bei der Verbindung von Braun und Blau in F_2 in vollkommen übereinstimmender und sehr genauer Weise das Zahlenverhältnis schwarz : blau : braun : hellbraun = 9 : 3 : 3 : 1 zum Vorschein kommt, so werden diese Ergebnisse mit Hilfe der Annahme, daß in den Ausgangsrassen ein Faktor für Schwarz (M) und ein Dichtigkeitsfaktor (P), sowie deren Negative (m, p) in verschiedener Weise kombiniert sind, in einfacher und restloser Weise erklärt.

Auch der vollkommene Pigmentmangel, wie er uns im reinen Albinismus der Tiere entgegentritt, darf wohl im ganzen als eine einfach-verursachte Erscheinung angesehen werden, obwohl mancherlei Korrelationen mit anderen Defektbildungen und konstitutionellen Schwächen bekannt sind. Mit verschwindenden Ausnahmen folgt denn auch der reine Albinismus als streng rezessives Merkmal in genauer Weise der Spaltungsregel.

Zwei Vorkommnisse sind zu erwähnen, welche eine Ausnahme von der eben angeführten Pigmentfarben-Regel bilden, nicht aber mit der Hauptregel und mit dem Relativitätssatze im Widerspruch stehen.

Unregelmäßigkeiten in der Farbenübertragung zeigen sich besonders bei solchen Mäusekreuzungen, bei welchen gelbe Tiere im Spiele sind. Nun weist aber die Tatsache, daß die gelbe Haarfarbe mit einer Neigung zur Fettbildung und Sterilität verbunden ist, darauf hin, daß dieser Farbe ein komplizierterer Chemismus zugrunde liegt, als den gewöhnlichen melanistischen Färbungen, so daß also auch hier die Unregelmäßigkeit der Vererbung als eine Funktion der Komplexität erscheint.

Auch bei der Verwendung rotäugiger Rassen mit farbigem Haarkleid sind die Zahlenverhältnisse nicht immer befriedigend. Nun kann aber die Rotäugigkeit farbiger Rassen nur darin ihren Grund haben,

daß bei ihnen, im Gegensatz zum sonstigen Verhalten, die allgemeinen Bedingungen für die Pigmentbildung nicht während der ganzen Entwicklung gleichmäßig fortbestehen, sondern daß ein Wechsel stattfindet, derart, daß zur Zeit der ersten Differenzierung der Retina-Elemente diese Bedingungen noch fehlen, während sie bei der nachweislich erst einige Tage später erfolgenden Entwicklung der Haare in ausreichender Weise vorhanden sind. Auch hier können also die Abweichungen mit einem komplexen Chemismus in Zusammenhang gebracht werden.

Bei einer Reihe von Rassen ist die Färbung nicht bloß durch die Farbe und Menge der Pigmentkörner, sondern auch durch ihre besondere Verteilungsart bedingt. Dies gilt vor allem für das Wildgrau, welchem eine zonenweise Anordnung der Pigmente innerhalb der Haare zugrunde liegt. Diese Ringelung muß auf periodisch gearteten Prozessen beruhen, sei es daß die Pigmente ein autochthones Produkt der Epidermis sind (Schwalbe, Meirowsky, Weidenreich u. a.), oder daß sie schubweise von korialen Pigmentzellen importiert werden (Ehrmann u. a.). Auf alle Fälle handelt es sich hier um ausgesprochen rhythmische und schon deshalb verhältnismäßig einfache Wachstums- und Differenzierungsvorgänge, die sich an morphologisch wohl abgegrenzten Organanlagen abspielen und daher, abgesehen von Schwankungen im Ernährungszustand des Gesamtorganismus, einen hohen Grad von Autonomie aufweisen müssen. Im Einklang damit finden wir aber, daß bei Kreuzungen wildgrauer und einfarbiger Rassen sehr regelmäßige Spaltungs- und Zahlenverhältnisse auftreten. Immerhin sind bei Mäusen und Kaninchen einzelne Ausnahmen bekannt geworden.

Ein Seitenstück zu den geringelten Haaren bilden die einfach gebänderten Federn z. B. der Plymouth Rocks. Sie sollen später im Zusammenhang mit anderen Erscheinungen des Federkleides besprochen werden.

Die eigentliche Zeichnung der Wirbeltiere hängt, wie ich für das Axolotl nachweisen konnte¹⁾ und wie für höhere Formen sehr wahrscheinlich gemacht werden kann, mit der Wachstumsordnung des Integumentes zusammen, insofern Stellen intensiverer Wachstums- und Teilungstätigkeit im allgemeinen eine stärkere Neigung zur Pigmentbildung aufweisen. Es wird also bei der Frage nach der Vielheit und Komplexität der entwicklungsgeschichtlichen Ursachen vor allem in Betracht kommen, ob die betreffende Wachstumsordnung eine verhältnis-

¹⁾ Mitt. Naturf. Ges. Halle, 4, 1916; Biol. Zentralbl. 36, 1916.

mäßig einfache, etwa streng rhythmische, oder ob sie komplizierterer Natur ist, ob sie ein altes Erbgut der Wirbeltiere darstellt und im Zusammenhang damit bereits in sehr frühen Embryonalphasen festgelegt ist oder ob sie als später erworben und mehr spezifisch zu betrachten ist und demgemäß erst in späteren Entwicklungsstadien zur Herrschaft kommt, und vor allem auch, ob es sich um einen autonomen Vorgang der Epidermis handelt oder ob und in welchem Maße die darunter liegenden mesenchymatischen Gewebe und Organanlagen einen Einfluß haben.

Von allen Zeichnungsformen der Wirbeltiere ist die primäre Längsstreifung am verbreitetsten. Sie ist bei Fischen, Reptilien, jungen Wasservögeln und Huftieren besonders ausgeprägt und hat sich auch bei zahlreichen erwachsenen Vögeln in Form einer oft sehr kontrastreichen Kopfzeichnung und bei vielen Säugern als vollständiges System von Linien (Muriden, Frischlinge) oder Fleckenreihen (Viverren) oder auch nur als Aalstrich erhalten.

Beim Axolotl konnte ich zeigen, daß die nur als Rudiment in bestimmten Entwicklungsphasen und bei bestimmten Varietäten auftretende, zweifellos aber der primären Zeichnung anderer Wirbeltiere homologe Längsstreifung längsgerichteten Reihen von Embryonalzellen entspricht, von welchen in frühen Embryonalstadien das sekundäre Wachstum der Epidermis ausgeht. Diese durch reichliche Zellteilungen ausgezeichneten Reihen oder „Leitlinien“ sind die Mittellinie des Rückens und jederseits drei Seitenlinien, in welchen die Äste des Nervus lateralis zur Ausbildung kommen. Sehr wahrscheinlich besteht bei anderen Wirbeltieren die nämliche Wachstumsordnung wenigstens andeutungsweise fort und bildet auch hier die Wurzel der primären Längsstreifung.

Die wachstumsgeschichtliche Grundlage der Längsstreifung würde darnach schon in sehr frühen Phasen der Entwicklung festgelegt sein, ja, beim Axolotl liegen Gründe vor, die Entstehung der Rückenleitlinie mit der ersten Furchung in Zusammenhang zu bringen. Die Seitenlinien entstehen dann hintereinander auf Grund homologer Differenzierungsprozesse.

Die der Längsstreifung zugrunde liegende Wachstumsordnung ist ferner beim Axolotl ein offenbar autonom-epidermaler Prozeß und sie wird wahrscheinlich auch bei höheren Formen durch die tiefer liegenden mesenchymatischen Gewebe nur wenig beeinflußt, wie aus der Kontinuität und der streng geometrischen Anordnung der dunklen Längs-

linien, ihrer allgemeinen Unabhängigkeit vom Körperrelief und von den vorragenden Skelettpunkten entnommen werden kann. Auch eine autonome Längsteilung der Leitlinien kann vorkommen, wie die nachträgliche Spaltung der dunklen Längsstreifen beim Wildschweinfrischling zeigt.

Das den Ort der Außeneigenschaft bestimmende Entwicklungsmittel ist also ein verhältnismäßig einfach-rhythmischer, sehr frühzeitiger und in hohem Maße autonomer Vorgang, und diese örtliche Ursache der Zeichnung bleibt auch in zäher Weise bestehen, wenn die ergänzenden Ursachen fehlen und die Zeichnung nicht manifest werden kann: das leichte Wiederauftreten der Frischlingsstreifung bei Verwilderung und Kreuzung und die wasserzeichenartige „Gespensterzeichnung“ bei unpigmentierten Schweinerassen sind Beweise für diese zähe Überlieferung. Soweit aus den bisherigen Kreuzungsversuchen hervorgeht, sind wenigstens bei Hühnern und Schweinen die Spaltungsvorgänge regelmäßig, was mit der ersten Hauptregel im Einklang stehen würde.

Ein Gegenstück zu der primären Längsstreifung bildet die Mosaikscheckung vieler Haustierrassen, die wohl in den meisten Fällen genauer als metamerioide Scheckung zu bezeichnen ist, da sie eine gewisse regelmäßige, an die innere Metamerie des Körpers erinnernde, aber mit ihr nicht unmittelbar zusammenhängende Anordnung zeigt.

Wie nämlich zuerst G. M. Allen bei den Mäusen gezeigt hat, sind bei gescheckten Säugern, so unregelmäßig die Scheckung auch auf den ersten Anblick zu sein scheint, eine Anzahl von symmetrisch gelegenen Hautzentren erkennbar, in deren Umgebung bei fortschreitender Pigmentbildungsschwäche das Pigment am zähesten festgehalten wird. Bei einigen Säugern sind alle Übergänge zu anderen Formen der Scheckung (Schwarzköpfigkeit, Gürtelzeichnung) zu finden und speziell die weißen „Abzeichen“ an peripheren Körperteilen lassen sich vielfach als Anfangs-, der Leuzismus als Endstufe der metameroiden Scheckung nachweisen. Auch beim Axolotl sind die breiten Querbinden der schwarzen und die dunklen Rückenflecke der weißen Larven, sowie die Flecken erwachsener Schecken „metameroid“ angeordnet und hier können sie auf Querzonen stärkster Teilungsintensität zurückgeführt werden. Es handelt sich also bei der Scheckung nicht um eine einfache Pigmentbildungsschwäche, welche, wie bei den verdünntfarbigen oder diluten Formen, gleichmäßig sämtliche Zellen betrifft, sondern sie ist hier örtlich abgestuft, d. h. nicht bloß als Wirkung eines besonders gearteten Chemismus, sondern außerdem als die Funktion einer veränderlichen Größe, des Abstandes der einzelnen Zelle von dem benachbarten Hautzentrum, zu betrachten.

Schon diese doppelte Bedingtheit zeigt, daß die Scheckung eine komplexere Erscheinung ist als jede Form von Einfarbigkeit. Sie ist aber in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht auch weniger einfach, als die primäre Längsstreifung, denn die Lage der Zentren in der Nähe hochdifferenzierter Organe (Auge, Ohr, Schulterblatt, Kreuzbein) weist darauf hin, daß die ortsbestimmende Ursache nicht in autonom-epidermalen, sondern in wesentlich komplizierteren Wachstumsvorgängen gelegen ist. Auch kommen korrelative Beziehungen zu bestimmten Farben und zur linken Körperhälfte, so bei fuchsfarbigem Pferden und bei schwarzen Kaninchenbastarden in Betracht.

Dieser komplexeren entwicklungsgeschichtlichen Bedingtheit entspricht nicht bloß eine weitgehende individuelle Variabilität schon innerhalb reiner Rassen (beim Rinde können sogar die Partner von ein-eigen Doppelmißbildungen beträchtliche Abweichungen in der Scheckung zeigen), sondern es gehen ihr auch zahlreiche vererbungsgeschichtliche Besonderheiten parallel, vor allem eine große Kreuzungsvariabilität schon in F_1 , unklare Zahlenverhältnisse und die augenscheinliche Wirkung der Selektion (bei Ratten, wahrscheinlich auch bei Kaninchen, Rindern und Pferden). Bei keinem andern Rassenmerkmal stößt der Bastardforscher auf so viele Deutungsschwierigkeiten, kein anderes bestätigt in solchem Maße die zweite entwicklungsgeschichtliche Hauptregel!

Von anderen Zeichnungsformen soll noch die Zeichnung der Vogelfedern besprochen werden. Der Federkeim ist ein bei seiner Entwicklung von den umgebenden Geweben mechanisch wenig beeinflusstes, in hohem Maße autonomes und zwar autonom-epidermales Gebilde. Doch kommen Abhängigkeiten vom Gesamtstoffwechsel (Whitman, Riddle, E. A. Wilson) und, wie die geschlechtsbestimmte Vererbung bei den Plymouth Rocks und die Erscheinung der Hahnenfedrigkeit beweist, innersekretorische Wirkungen in Betracht. Auch kann die Wachstumsordnung der Epidermis selbst, wie gleich gezeigt werden soll, einen gewissen Einfluß auf diejenige des Federkeims haben.

Die Wachstumsordnung des Federkeims, welche als Grundlage der Zeichnungsmuster der Einzelfedern anzunehmen ist, und schon vor der Differenzierung der Ramus- und der Radiusanlagen festgelegt sein muß¹⁾, kann sehr verschiedener Natur sein und alle Übergänge von einem einfach-periodischen Rhythmus (bei regelmäßig gebänderten und gesperbten Formen) zu sehr komplizierten Typen zeigen.

¹⁾ Zu dieser Folgerung sind J. H. Kruimel (Bijdr. tot de Dierk., 20^e Afl., 2, Leiden 1916, S. 71) und ich (1915, S. 272) unabhängig voneinander gekommen.

Eine weitere Komplexität der Entwicklungsmittel kann dadurch zustande kommen, daß, wie angedeutet, bei Vögeln mit verschiedener Rücken- und Bauchzeichnung, z. B. bei Fasanen, die Wachstumsordnung der Einzelfedern unverkennbar von derjenigen der ganzen Haut oder größerer Hautabschnitte abhängig ist. Denn an der Grenzlinie zwischen Rücken- und Bauchfläche treten in solchen Fällen Mischtypen der Federnzeichnung auf¹⁾, welche an die bekannten pflanzlichen „Sektorialchimären“ erinnern und wohl nur so erklärt werden können, daß den einen Zellen des zylindrischen Federkeims von der Rücken-, den andern von der Bauchhaut ein bestimmter Wachstumsrhythmus verliehen wird.

Entsprechend den verschiedenen Abstufungen der Komplexität zeigen nun auch die Erbliehkeitsverhältnisse verschiedene Grade der Regelmäßigkeit. Die einfache, vom Bankivahuhn übernommene Längsstreifung der Kämpfer stellt ein streng mendelndes, gegenüber der Einfarbigkeit rezessives Merkmal dar (Bateson). Die Sperberzeichnung der Plymouth Rocks, die offenbar gegenüber dem bei Hühnervögeln weitverbreiteten schmalbänderigen, streng rhythmischen Zeichnungstypus als ein sekundäres Verhältnis zu betrachten ist, erweist sich bekanntlich als ein geschlechtsbegrenztes Merkmal, zeigt aber im übrigen der Erwartung entsprechende Spaltungs- und Zahlenverhältnisse (Pearl und Surface u. a.). Dagegen weist der partielle Albinismus der Einzelfedern, der bei den Tauben eine Anfangsstufe der Mosaikscheckung bildet und auf unregelmäßigen Störungen des Wachstumsrhythmus beruhen muß, abnorme Erbliehkeitsverhältnisse auf und zeigt, wenn er bei bestimmten Kreuzungen in F_1 auftritt, eine merklich zunehmende Steigerung in F_2 und F_3 , also ähnliche Verhältnisse, wie die Scheckung bei Säugern (Staples-Browne, Bonhote und Smalley). In ähnlicher Weise läßt die komplizierte Federnzeichnung der Fasanen bei wiederholten Rückkreuzungen der Bastarde mit einer der Stammformen nicht das Bild einer regelmäßigen Spaltung, sondern eine allmähliche Annäherung an den Typus der letzteren erkennen (Ghigi, R. H. Thomas).

Außer der Zeichnung der Säuger sind noch einige andere Merkmale in ihren örtlichen und allgemeinen Anordnungsverhältnissen durch die Wachstumsordnung der Haut bestimmt. Die entwicklungsgeschichtliche Hauptursache dieser Merkmale bilden natürlich spezielle Differenzierungsprozesse, welche ihrerseits je nach der Form des be-

¹⁾ Beispiele bei Kruimel, a. a. O., S. 21, 35.

treffenden Gebildes und nach der Zahl der beteiligten Gewebe einfach oder komplex und je nach der korrelativen Abhängigkeit von benachbarten Organanlagen in verschiedenem Grade autonom oder gebunden sein können.

Unter anderem gehören die gewöhnlichen Kammformen der Hühner, besonders der „einfache“ Kamm und der aus drei Tuberkelreihen bestehende Erbsenkamm, zu den längs- und parallelgerichteten Hautdifferenzierungen, die in bezug auf die örtlichen und Anordnungsverhältnisse zweifellos auf die nämliche primäre, sehr früh fixierte Wachstumsordnung der Epidermis zurückzuführen sind, welche der reihenförmigen Anordnung der Federn und „Leithaare“ und der Längsstreifung zugrunde liegt. Im übrigen sind speziell die genannten Kammformen Hautwucherungen von verhältnismäßig sehr einfacher Organisation und Entwicklung und zwar sowohl bezüglich der ektodermalen als auch der mesenchymatischen Bestandteile. Beim Rosenkamm, bei welchem die reihenförmige Anordnung der Teile nur noch selten und andeutungsweise hervortritt, ist der Aufbau und daher auch die Entwicklung erheblich komplizierter, und beim V-Kamm der Polen und Houdans treten stärkere Beziehungen zu der Umgebung, insbesondere zur Beschaffenheit von Schnabelgrund und Nasenlöchern hervor.

Entsprechend diesen drei Graden der Komplexität ergeben sich bei Kreuzung: Einfacher Kamm \times Erbsenkamm und: Einfacher Kamm \times Rosenkamm zwar nicht immer deutliche Dominanz-, wohl aber ziemlich reine Zahlenverhältnisse. Bei der Verbindung Erbsenkamm \times Rosenkamm erscheint in F_1 ein Intermediärtypus von großer Kreuzungsvariabilität, der sogenannte Walnußkamm, aber auch hier können die Zahlenverhältnisse noch ohne besondere Schwierigkeit gedeutet werden. Anders liegt die Sache beim V-Kamm. Dieser zeigt eine große Eigenvariabilität und bei der Verbindung mit den einfacheren Kammformen tritt in F_1 ein neuer Typus, der Y- oder Spaltkamm, auf. Dabei herrscht in F_1 und F_2 eine große Kreuzungsvariabilität und in F_2 kehrt der reine V-Kamm bei einer zu geringen Zahl von Individuen wieder¹⁾. Auch bei den Kämmen bewähren sich also die beiden Hauptregeln.

Von großem Interesse ist der Vergleich mit den entwicklungsgeschichtlichen und Erbliehkeitsverhältnissen eines unmittelbar benach-

¹⁾ Nach Davenport (1909) sind die Verhältnisse so zu erklären, daß das „mittlere Element“ (die mittlere Hautfalte) über die „seitlichen“ (die Schenkel des V bezw. Y) unvollständig dominiert. Auch würde eine Erbliehkeit des Grades der Dominanz anzunehmen sein.

barten Organs, nämlich der Nasenlöcher, die bei Polen und Houdans in Korrelation mit dem V-Kamm eine sehr „hohe Form“ besitzen. Auf den ersten Anblick könnte es scheinen, als ob hier eine einfache, durchaus lokale und autonome Entwicklungshemmung vorliegt, die in der Unterdrückung der zwischen dem 5. und 10. Bebrütungstage stattfindenden Hautfaltenbildung und „Verklebung“ besteht und bei deren Zustandekommen also ein wesentlich einfacherer Mechanismus wirksam ist, als bei der Entstehung und verschieden gerichteten Differenzierung der Kämme.

Aber das Verhältnis ist gerade umgekehrt. Die Nasenlöcher der Vögel werden normalerweise vorn von einem dorsalen und ventralen Fortsatz des Zwischenkiefers, hinten von einem oberen und unteren Fortsatz des Nasenbeines umrahmt. Nun beruht aber, wie schon Darwin gezeigt hat, die „hohe Form“ der Nasenlöcher darauf, daß die oberen oder Prämaxillarfortsätze der Nasenbeine und die oberen oder Nasalfortsätze der Zwischenkiefer nicht zur vollen Ausbildung gelangen und daß sich ihre Enden und Ränder stark nach oben krümmen. Speziell durch die Aufkrümmung der vorderen Enden der Prämaxillarfortsätze der Nasenbeine wird ein Querwulst hervorgerufen, der mit der hohen Form der Nasenlöcher korrelativ verbunden ist. Also ist die Entwicklungshemmung der Nasenfalten, welche normalerweise die Nasenlöcher bis auf einen horizontalen Schlitz verschließen, durch Entwicklungsstörungen eines ausgedehnteren Komplexes von Skelett- und anderen Mesenchymbildungen und durch deren noch weiter zurückliegende Ursachen bedingt. Im Zusammenhang damit dürften aber die große Eigenvariabilität, die bedeutende Variabilität in F_1 und F_2 und die unübersichtlichen Zahlenverhältnisse stehen, welche bei Kreuzungen zutage treten.

Schon die bisherigen Gegenüberstellungen lassen eine weitere Regelmäßigkeit speziellerer Natur hervortreten, welche für solche Merkmale gilt, die im wesentlichen auf Wachstumsvorgängen beruhen. Diese Regel lautet: Merkmale, welchen autonome, und zwar rhythmische oder sonstige einfachere Wachstumsverhältnisse der Epidermis zugrunde liegen, weisen übersichtliche, Merkmale, bei deren Entstehung mesenchymatische Elemente eine bestimmende oder stärker komplizierende Rolle spielen, weisen unklare Dominanz- und Spaltungsverhältnisse auf (Epidermis-Mesenchymregel).

Hierfür lassen sich zahlreiche Beispiele anführen. So zeigen der Angorismus der Kaninchen und wahrscheinlich der Katzen, die ge-

kräuselte Haarform des Menschen und die eingekrümmte, scheinbar zurückgekämmte Federnform des Strupphuhns — welche beide auf einem abnorm gerichteten Wachstum des epithelialen Keims (die erstere gleichzeitig auf der exzessiven Entwicklung der Spiraltendenz) beruhen —, ferner die zerschlissene Federnform des Seidenhuhns und endlich der geschichtete Star der Augenlinse, welchem Wachstumsstörungen einzelner Linsenlamellen zugrunde liegen, im ganzen Mendelsche, z. T. sogar besonders klare Erblichkeitsverhältnisse. Nur bei einigen Abweichungen des Haarkleides kommen stärkere Abweichungen im Vererbungsverlauf vor, es läßt sich aber nachweisen, daß ihnen komplexere Ursachen zugrunde liegen. So wurden beim Angorismus der Meerschweinchen, der nach den Erfahrungen der Züchter in hohem Maße von Ernährungszuständen abhängig ist, Unregelmäßigkeiten beobachtet und auf unreine Spaltungen zurückgeführt (Castle und Forbes). Auch die erbliche Haarlosigkeit, bei welcher, wie Furlottis nackter Maulwurf zeigt, eine Kombination von Entwicklungshemmungen und Hyperplasien vorliegen kann, läßt, wenigstens beim Menschen, klare Mendelsche Verhältnisse vermissen (E. Fischer). Die rosettenförmige Haarordnung der Meerschweinchen endlich, welche in der symmetrischen Anordnung der Wirbel eine ähnliche örtliche Bedingtheit komplexer Art aufweist, wie die Scheckzeichnung, zeigt, ganz wie diese, Unregelmäßigkeiten in der Vererbung, insbesondere auch in manchen Fällen eine zunehmende Abschwächung bei wiederholten Rückkreuzungen (Castle).

Den Merkmalen autonom-epithelialen Ursprungs stehen als Ganzes genommen die vorwiegend mesenchymatischen, das Wachstum und die Form des Organismus und seiner Hauptorgane wesentlich mitbestimmenden Bildungen gegenüber. Auch innerhalb dieser Gruppe sind natürlich Abstufungen jeden Grades vorhanden.

Ich will hier nur einige Verhältnisse herausgreifen. Verschiedenheiten in der Körpergröße treten uns bei den Tieren als Ernährungsmodifikationen, als erbliche Geschlechts- oder Rassenmerkmale oder als Anomalien pathologischer Art entgegen. Im allgemeinen sind sämtliche Organe und Gewebe in gleicher Weise an diesem verschiedenen Wachstum beteiligt und dementsprechend zeigen die einzelnen Größenabstufungen im großen ganzen ähnliche Formen und Proportionen.

Was die entwicklungsgeschichtlichen Ursachen der Größenunterschiede der Tiere anbelangt, so beruhen sie, soweit bekannt, auf ungleicher Vermehrungstätigkeit der Zellen bei konstanter Zell- und Kerngröße (Rabl, Boveri, Conklin). Auch regulierende Faktoren in Ge-

stalt von Hormonen spielen zweifellos eine wichtige Rolle, auf alle Fälle aber sind sehr komplexe Mechanismen und Stoffwechselbeziehungen wirksam.

Hand in Hand damit gehen die verwickelten und unübersichtlichen Erbliehkeitsverhältnisse. Speziell beim Menschen lassen nur die extremen Größenstufen eine gewisse Regelmäßigkeit erkennen. So scheint hochgewachsene, hagere Natur ein ausgesprochen dominantes Merkmal zu sein, dessen Erbliehkeitsverlauf allerdings durch die fötalen und in der Jugend bestehenden Ernährungsverhältnisse verschleiert sein kann. Auch ein „Luxurieren“ der Bastarde ist bei Rassenkreuzungen (nordamerikanische Indianer und französische Kolonisten, Buren und Hottentotten) beobachtet worden. Auf der Minusseite liegende Abweichungen in Form extrem niedrigen, wenn auch noch nicht zwerghaften Wuchses kehren ebenfalls in mehreren Generationen wieder, während da, wo Mittelformen in Betracht kommen, ganz ähnlich wie bei Pflanzen (*Pisum*), die Übertragungsverhältnisse unregelmäßig und unübersichtlich werden.

Auch bei den auf einzelne Organe beschränkten Wachstumsunterschieden stößt der Erbliehkeitsforscher auf unklare Bilder. So haben bekanntlich Castles Untersuchungen über die Ohrlänge der Kaninchen zu Ergebnissen geführt, die als ein Hauptbeweismittel gegen die Allgemeingültigkeit der Mendelschen Regeln betrachtet werden konnten.

Nur da, wo sich innerhalb des Rahmens der normalen Größenschwankungen Variationen ganz bestimmter Art und vermutlich ganz bestimmter Herkunft herausheben, wo also offenbar die Größenunterschiede durch Abänderungen eines ganz speziellen Entwicklungsmittels bedingt sind, zeigt sich in der Übertragungsweise eine größere Klarheit. So beruht z. B. eine bestimmte Form des Zwergwuchses des Menschen, die Kurzgliedrigkeit, Achondroplasie oder Mikromelie darauf, daß in den Epiphysen der langen Röhrenknochen der Arme und Beine und nur in diesen die charakteristischen säulenförmig angeordneten Knorpelzellen fehlen, so daß der kleinzellige, allseitig wachsende Knorpel am Epiphysenende unmittelbar an die Spongiosa stößt (Kassowitz). Es handelt sich hier also um eine spezielle, auf ein ganz bestimmtes Bildungsgewebe lokalisierte Entwicklungsstörung, die vermutlich auf einen enger begrenzten Ursachenkomplex und zwar wahrscheinlich auf Unregelmäßigkeiten innersekretorischer Art — Biedl denkt an eine Hypofunktion des vorderen Hypophysenlappens — zurückzuführen ist. Mit diesem spezialisierten Entwicklungsgeschehen mag es aber zusammenhängen, daß sich die Mikromelie des Menschen wenigstens in einigen Familien als

eine ausgesprochen mendelnde, dominante Eigenschaft verhält. Auch die Kurzbeinigkeit des Dachshundes, des Dexterrindes und Anconschafes, über deren Ätiologie allerdings nichts Sicheres bekannt ist (Rischbieth und Barrington, Plattner), scheint bei Kreuzungen als dominantes Merkmal den Mendelschen Regeln zu folgen.

Ähnlich wie für die Größe, läßt sich auch für die Formverhältnisse der Organe zeigen, daß die vorwiegende Beteiligung mesenchymatischer Gewebsformationen und die damit verbundene Komplexität der Entwicklungsmittel und korrelativen Beziehungen Hand in Hand zu gehen pflegt mit unübersichtlichen Erblichkeiterscheinungen, daß aber dann, wenn anomale Wirkungen spezieller Art durch ganz bestimmte Mittel hervorgerufen werden, der Vererbungsgang mehr den Mendelschen Erwartungen entspricht.

Die Form der menschlichen Nase ist an und für sich eine außerordentlich komplexe Eigenschaft¹⁾. Gestalt und Stellung der Nasenbeine, sowie die Form der Apertura piriformis und damit die Längen- und Breitenausdehnung der äußeren Nase werden wesentlich durch die Gestalt der Stirnfortsätze der Oberkiefer und indirekt durch diejenige der Jochbeine bestimmt, welche letztere ihrerseits sehr starken Druck- und Spannungsverhältnissen vonseiten der Umgebung ausgesetzt sind. Für die knöcherne Nase, also für die Nasenwurzel kommen außerdem die Glabellarregion und die Form der Nasenfortsätze der Stirnbeine, für die fleischige Nase der Aufbau des knorpeligen Stützgerüsts in Betracht. Dazu können wechselnde Fettauflagerungen auf Nasenwurzel und Nasenrücken kommen. Dementsprechend finden wir hier sehr unregelmäßige Erblichkeitsverhältnisse, so daß in Familien, in welchen gleichzeitig mit der langen Gesichtsform eine lange — oder anthropologisch ausgedrückt — eine hohe Nase vererbt wird, u. a. der Nasenrücken und die Nasenspitze sehr variabel sein können. Sogar bei identischen Zwillingen hat Poll einen verschieden geformten Nasenrücken feststellen können.

Außer diesen mehr normalen Schwankungen und neben ihnen kommt nun eine exzessive Nasenform besonderer Art als erbliche Anomalie vor. Sie bildet zusammen mit Dicklippigkeit und übermäßiger Kinn-Entwicklung (Prognathismus inferior) einen charakteristischen Familientypus, dessen Hauptzüge vermutlich durch eine Abänderung der Hypophysenfunktion bedingt sind. Dieser Familientypus stellt aber ein dominantes

¹⁾ Vergl. K. Toldt sen., *Corr.-Bl. Anthr. Ges.*, 1904–06, und R. Martin, *Lehrb. d. Anthropologie*, Jena 1904.

mendelndes Merkmal mit sehr regelmäßiger Übertragungsweise dar (Haecker, Strohmayer).

Fast noch deutlicher treten alle diese Beziehungen, besonders der Gegensatz zwischen korrelativ gebundener und autonomer, durch spezielle Ursachen bedingter Entwicklung, bei den erblichen Anomalien der Extremitäten hervor. Über die Ursachen dieser Mißbildungen ist speziell auf menschlich-pathologischem Gebiet wenig bekannt. Die Annahme eines amniogenen Ursprungs stößt auf große Schwierigkeiten, und man wird wohl eher sagen können, daß bei der Polydaktylie das bei niederen Tieren weitverbreitete vegetative Zweiteilungsvermögen vielzelliger Gebilde nachklingt, daß bei der Hyperphalangie des Daumens spezielle atavistische Verhältnisse und bei der Syndaktylie (Verbindung der Finger und Zehen durch Hautfalten) ein ungleichmäßiges, nicht-abgestimmtes Wachstum des skelettogenen und des nichtskelettogenen Gewebes in Betracht kommen. Auf alle Fälle spricht schon das gleichzeitige Auftreten mit anderen Anomalien¹⁾ gegen eine einseitige Bestimmtheit, und auch die beträchtliche Variabilität der Polydaktylie und Syndaktylie der Hühner und Tauben ist wohl in der gleichen Weise zu deuten. Durchweg finden wir denn auch unregelmäßige, sehr schwer zu erklärende Erbliehkeitsverhältnisse, wie dies aus menschlichen Stamm-bäumen hervorgeht und von Davenport auch für Hühner beschrieben worden ist.

Einen auffallenden Gegensatz bildet die Brachydaktylie oder Hypophalangie des Menschen, bei welcher die Finger und Zehen II—V statt drei nur zwei Glieder besitzen. Hier handelt es sich um eine Entwicklungshemmung, welche die in einer streng geregelten Wachstumsordnung fortschreitende Gliederung der sogenannten Vorknorpelplatte des Extremitätenskelettes betrifft und in eine ganz bestimmte Phase der Wachstums- und Differenzierungsfolge eingreift. Wir haben hier also den Fall vor uns, daß eine normalerweise genau fixierte, zweifellos in hohem Grade autonome Wachstumsordnung nicht einer epidermalen Anlage, sondern eines mesenchymatischen Bildungsgewebes alteriert ist und zwar offenbar auf Grund einer bestimmten, in ihr selbst gelegenen Ursache, worauf auch der Umstand hinweist, daß Korrelationen mit anderen Anomalien nicht oder jedenfalls nicht regelmäßig

¹⁾ Die Hyperphalangie kann beim Menschen mit Doppeldäumen, Spalthand, Oligodaktylie, Syndaktylie und Brachyphalangie (Längenreduktion einzelner Phalangen oder Metacarpalien), die Polydaktylie u. a. mit Zyklopie und Rüsselbildung verbunden sein.

vorkommen. Andererseits kann aber für die Brachydaktylie gezeigt werden, daß sie gegenüber dem normalen Zustand ein ausgesprochen mendelndes und zwar dominierendes Merkmal darstellt, welches sich in sehr konstanter Form (meist auf beiden Seiten und bei sämtlichen Fingern und Zehen) überträgt und sehr genaue Zahlenverhältnisse liefert (Farabee, Drinkwater). So kamen z. B. in drei Stammbäumen auf 92 normale 99 brachydaktyle Individuen, was der zu erwartenden Proportion 50:50 gut entspricht und in starkem Gegensatz zu den bei anderen Anomalien der Extremitäten beobachteten Unregelmäßigkeiten steht.

Unser Teilgebiet ist erst seit kurzem und von wenigen Seiten her in systematischer Weise in Angriff genommen worden, und so kann es nicht wundernehmen, daß gegenüber dem Regelmäßigen, das bereits in schärferen Umrissen hervortreten beginnt, eine Reihe von Beobachtungen aufgezählt werden kann, die beim jetzigen Stande unserer Kenntnisse mit unserer Hauptregel nicht in Einklang gebracht werden können. Auf zwei Gruppen von Ergebnissen möchte ich hier noch eingehen.

Da die echten Pigmentfarben der Tiere, die Blütenfarben der Pflanzen und ebenso — bis auf eine von Correns mitgeteilte Ausnahme — der Stärke- und Zuckergehalt des Maises in besonders genauer Weise den Mendelschen Regeln folgen, so erhebt sich die Frage, ob auch andere ausschließlich oder vorwiegend im Chemismus des Körpers und der Einzelzellen begründete Eigenschaften dieses hohe Maß von Regelmäßigkeit zeigen. Würde dies tatsächlich zutreffen und würde es andererseits erlaubt sein, solche Eigenschaften im Gegensatz zu vielen morphologischen Eigenschaften komplexen Ursprungs als „verhältnismäßig einfach-verursacht“ anzusehen, so würde unsere Hauptregel eine besonders schöne Bestätigung erhalten.

Nun gibt es aber speziell auf botanischem Gebiete eine ganze Reihe von Eigenschaften rein chemischer Natur, die je nach den benutzten Spezies oder Rassen bald klare Erblichkeitsverhältnisse, bald Abweichungen verschiedener Art zeigen.

So ist der Chlorophyllmangel (Albinismus) pflanzlicher Keimlinge wohl sicher als eine rein chemische Eigenschaft zu betrachten, auch liefert er in der Tat, wenigstens bei Gerste und Roggen, reine Zahlenverhältnisse (Nilsson-Ehle). Dasselbe trifft beim Mais bei einigen Kreuzungen zu, bei anderen jedoch sind die Zahlen unregelmäßig (Emerson).

Eine rein chemische Eigenschaft ist ferner nach Kirchner die Immunität gegen Brand und Rost, und zwar beruht vermutlich der Unterschied zwischen stark anfälligen und resistenten Rassen darauf, daß erstere mehr Zucker und andere pilzanlockende Substanzen, letztere eine verhältnismäßig größere Menge von Säuren bilden. Auch hier sind bald reine Spaltungen (Biffen), bald verwickelte, auf polymere Anlagen zurückführbare Verhältnisse beobachtet worden (Nilsson-Ehle).

Wahrscheinlich ist auch die Kältefestigkeit eine chemische Plasma-Eigenschaft. Hier wiederholt sich der gleiche Widerspruch, indem beim *Mirabilis* reine Spaltungen (Correns), beim Weizen eine hochgradige Kreuzungsvariabilität, die z. T. sogar über die Grenzen der Eltern hinausgeht, gefunden wurde (Nilsson-Ehle).

Es muß vorläufig dahingestellt bleiben, ob hier wirkliche Ausnahmen von unserer Hauptregel vorliegen, und zwar ist umsomehr eine Zurückhaltung nötig, als uns bei chemisch-physiologischen Vorgängen noch mehr als bei morphogenetischen zurzeit noch ein wirklicher Maßstab für die Beurteilung des Grades der Einfachheit oder Komplexität fehlt und manche „einfach“ erscheinende Eigenschaften einen sehr verwickelten Chemismus zur Voraussetzung haben mögen.

Noch eine zweite Gruppe von Beobachtungen soll hier besprochen werden.

Durch „einfache“ Mittel und — sehr frühzeitig — in endgültiger Weise bestimmt scheinen besonders gewisse Fälle von Asymmetrie zu sein. In der Tat stellt speziell die Asymmetrie der Schnecken (*Crepidula*) einen der wenigen Fälle¹⁾ dar, in welchem bisher eine äußere Eigenschaft eines höheren Organismus auf das Verhalten der Eizelle selbst und zwar auf eine schon bei der ersten Furchung sich äußernde Asymmetrie zurückgeführt werden kann (Conklin). Die Erbliehkeitsverhältnisse der beiden Formen der Schneckenschale, der Rechts- und Linkswindung, sind zurzeit noch völlig unübersichtlich. Das gehäufte Vorkommen linksgewundener Exemplare von *Helix aspersa*, *nemoralis* u. a. macht es allerdings wahrscheinlich, daß die Linkswindung einen erblichen Charakter darstellt, jedoch sind bisher bei allen Versuchen, linksgewundene Variationen der einheimischen Schnecken zur Fortpflanzung zu bringen, nur rechtsgewundene Nachkommen erzielt worden (Künkel, Dewitz u. a.), wobei freilich die Möglichkeit nicht immer

¹⁾ Zu diesen gehören noch die geschlechtlichen Größenunterschiede, die bei *Dinophilus* u. a. auf ungleiche Eigrößen zurückgeführt werden können.

ausgeschlossen werden kann, daß die betreffenden Tiere sich schon im Jahr zuvor mit Rechtsschnecken gepaart haben. Vielleicht ist auch nur eine gewisse Labilität der Eistruktur als solche erblich und das Gleiten nach der einen oder andern Richtung von äußeren Faktoren abhängig. Jedenfalls liegen hier Beobachtungen vor, die bisher mit unserer Hauptregel nicht in Einklang gebracht werden können.

Auch die Asymmetrie des Menschen, die in der Rechts- und Linkshändigkeit ihren sichtbarsten Ausdruck findet, ist vielleicht auf ein einfacheres, sehr frühzeitig festgelegtes Verhältnis, nämlich auf eine ungleiche, in sehr frühen Embryonalstadien endgültig begründete Wachstumsstärke der Körperhälften zurückzuführen (A. von Brandt). Auch hier sind die Erbliehkeitsverhältnisse noch unklar, so daß unsere Regel noch keine Anwendung finden kann. Ähnliches gilt auch für die weißen „Abzeichen“, die bei einigen Tieren, wie erwähnt, Beziehungen zur Körpersymmetrie aufweisen und ebenfalls eine ganz unregelmäßige Übertragungsweise zeigen.

Trotz solcher Ausnahmen scheint mir die Meinung berechtigt zu sein, daß die in unseren zwei Hauptsätzen zusammengefaßten Beziehungen zwischen Entwicklungs- und Vererbungsgeschichte wirklich als Regelmäßigkeiten aufzufassen sind, und daß es eine sehr dankbare Aufgabe sein wird, die entwicklungsgeschichtlichen Methoden nach dieser Richtung hin weiter anzuwenden und auszubauen.

Welcher Art im übrigen die Zusammenhänge zwischen der Zahl, Komplexität und Selbständigkeit der entwicklungsgeschichtlichen Ursachen einerseits und den Spaltungserscheinungen andererseits sind, ist eine andere Frage, auf die ich hier nur mit wenigen Worten eingehen möchte. Man kann verschiedene Annahmen machen.

Wenn wir uns die Entstehung einer Außeneigenschaft durch alle Zwischeneigenschaften und Zwischenprozesse hindurch oder, morphologisch ausgedrückt, längs bestimmter Zelllinien zurückverfolgt denken bis auf eine Eigenschaft der befruchteten oder unbefruchteten Eizelle, so wird auch dann, wenn jene Eigenschaft in ihren wesentlichen Zügen als Funktion einer ganz bestimmten „Seite“ der Keimesbeschaffenheit dargestellt werden kann¹⁾ und ihre Entwicklung der

¹⁾ Z. B. der Albinismus als Wirkung eines bestimmt gearteten Plasmastoffwechsels, die Körperasymmetrie als Wirkung einer bei der ersten Eiteilung zutage tretenden asymmetrischen Struktur der Plasmamoleküle.

Hauptsache nach als autonom zu betrachten ist, dennoch fast immer eine stärkere oder geringere Interferenz benachbarter Zelllinien und der in ihnen wirksamen Entwicklungsmittel anzunehmen sein. Die Entwicklung der betreffenden Eigenschaft wird also in der Regel außer durch die wesentlichen Ursachen, die Konditionalfaktoren Plates, auch durch Entwicklungsursachen und Entwicklungsvorgänge beeinflusst sein, die im Sinne einiger Forscher als „innere Bedingungen“ wirksam sind und z. T. sich mit den Qualitätsfaktoren oder Transmutatoren Plates und mit den Modifikationsfaktoren Johannsens decken,

Erbliche Abänderungen dieser interferierenden Faktoren können, wenn sie stark genug sind, sichtbare Abänderungen der ins Auge gefaßten Eigenschaft hervorrufen, und, wenn jene Faktoren ihrerseits der Spaltungs- und Unabhängigkeitsregel folgen, so werden bei den Bastarden, so sehr auch die Spaltungserscheinungen der wesentlichen Faktoren das Gesamtbild beherrschen mögen, mehr oder weniger deutlich die Anzeichen eines versteckten Polyhybridismus, also Variabilität und komplizierte Zahlenverhältnisse, hervortreten.

Diese Auffassung würde sich im allgemeinen mit derjenigen von Johannsen decken, insofern dieser sagt¹⁾: „Seitdem es klar geworden ist, daß ‚Merkmale‘ nicht je einem einzelnen Faktor entsprechen, sondern Reaktionen des gesamten Genotypus oder eines ganzen Genenkomplexes sind, ist es selbstverständlich, daß nur in besonders einfachen günstigen ‚Schulbeispielen‘ eine einfache Spaltung idealer Art erfolgt.“ An anderer Stelle²⁾, wo er von den „Eigenschaften“ als komplizierten Erscheinungen spricht, hebt Johannsen noch ausdrücklich hervor, daß diese Komplexität — bei welcher in gegebenen Konstitutionen allerdings von mehr oder weniger „wesentlichen“ Faktoren gesprochen werden könne — offenbar eine Reihe von Erscheinungen bedinge, die als Perturbationen der einfachen schematischen Dominanzverhältnisse und dergl. auftreten.

Gewiß können die Kreuzungsvariabilität und manche Zahlenverhältnisse in dieser Weise als unmittelbare Folge der Komplexität der Eigenschaften aufgefaßt werden, aber ein wirklicher Beweis dafür, daß direkte Zusammenhänge dieser Art bestehen, ist bisher nur in den wenigsten Fällen erbracht worden und beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse auch schwer zu erbringen.

Eine andere Möglichkeit, die in den beiden Hauptregeln ausgedrückten Zusammenhänge zwischen Entwicklung und Vererbung zu

¹⁾ Elemente, 2. Aufl., S. 613.

²⁾ A. a. O., S. 564.

erklären, gewährt die Hypothese, daß infolge gegenseitiger „Befleckung“ der in den Zygoten und embryonalen Keimzellen miteinander verbundenen elterlichen Keimplasmen die Gameten sich unrein spalten und daß auf diese Weise die Erscheinungen der Kreuzungsvariabilität und die unregelmäßigen Zahlenverhältnisse zustande kommen. Nun ist es aber klar, daß bei einer Außeneigenschaft eine unreine Spaltung um so eher vorkommen wird, je zahlreicher die Eigenschaften oder „Seiten“ des Keimplasmas sind, die bei der Entwicklung jener Außeneigenschaft in Betracht kommen, d. h. je komplexer deren Ursachen sind. Denn wie man sich auch die „Spaltung“ der Anlagen morphologisch-physiologisch auszudenken versucht, ob man dabei die Chromosomenreduktion oder einen anderen Vorgang¹⁾ im Auge hat, auf keinen Fall wird man die grobe Auffassung vertreten dürfen, daß die beiden in der Zygote verbundenen elterlichen Keimplasmen bei diesem Vorgang glatt und in allen Teilen unverändert voneinander abgehoben werden, wie zwei aufeinanderliegende, verschiedenfarbige Glasplatten. Wenigstens einige „Seiten“ der beiden Keimplasmen und seien es auch nur solche, die bei der Entwicklung der betreffenden Eigenschaft in unwesentlichem Grade interferieren, werden unter dem Einfluß der nachbarlichen Wechselwirkung gestanden haben. Je größer aber die Zahl der mitbestimmenden Plasmaqualitäten überhaupt ist und je mehr von ihnen bei der Spaltung verunreinigt werden, um so deutlicher wird dies in Unregelmäßigkeiten der Vererbung hervortreten, d. h. also, je komplexer die entwicklungsgeschichtlichen Ursachen sind, um so unübersichtlicher sind die Erblichkeitsverhältnisse.

Ich weiß nun wohl, daß sich zahlreiche, besonders botanische Forscher gegenüber der Annahme einer Unreinheit der Gameten durchaus ablehnend verhalten. Baur sagt: „Eine unreine Spaltung kennen wir also nicht“, und Johannsen nennt die Frage nach der reinen und unreinen Abspaltung eine Kinderkrankheit des Mendelismus. An anderer Stelle²⁾ gibt Johannsen allerdings selbst zu, daß das unveränderte Auftreten der Gene bei den Spaltungen und Rekombinationen der Genotypen das normale Verhalten darstellt, daß es aber nicht undenkbar sei, daß die Gene gelegentlich, ähnlich wie chemische Gebilde, diskontinuierlich modifiziert werden können (z. B. „Teile“ verlieren oder neue anknüpfen oder vielleicht etwa isomer geändert werden). In dem

¹⁾ Allg. Vererbungsl., 33. Kap.

²⁾ A. a. O., S. 607.

Zusammenhang, in welchem dieser zweite Satz steht, kann es wohl kaum zweifelhaft sein, daß Johannsen an die Möglichkeit denkt, daß gerade auch bei Spaltungen derartige Dinge sich zutragen.

Der Zoologe, dem die Umstimmungen der Zellen bei Regenerationsprozessen, die feinen Reaktionen der Organe, Gewebe und Zellen bei Stoffwechselschwankungen und nervösen Einwirkungen und vor allem das verwickelte System von innersekretorischen Beziehungen geläufig ist, wird sich auf diesem Gebiete schwer zu apodiktischen Urteilen entschließen können. Und wenn, wie Towers und andere Versuche lehren, die Keimzellen selbst durch Vermittlung des Somas erblich beeinflusst werden können und demnach ihre Abgeschlossenheit gegenüber dem Soma sicher nicht so groß ist, wie es von Weismann in seinen ersten Arbeiten angenommen worden ist, so ist nicht einzusehen, warum nicht auch zwei nebeneinander in der Keimzelle eingeschlossene Gonomen sich direkt oder indirekt durch Vermittlung des Kernzellplasma-Stoffwechsels beeinflussen können. Eine theoretische Schwierigkeit besteht hier um so weniger, wofern die Pluripotenzhypothese richtig ist und also derjenige Zustand, der von einem Gonomer dem anderen übermittelt wird, in letzterem wirklich schon immer als Potenz enthalten sein wird.

Im ganzen glaube ich daher, daß die innere Wahrscheinlichkeit der beiden Hypothesen, nämlich der stark erweiterten Annahme eines Polymerismus und Polyhybridismus (Johannsen) und der Annahme einer unreinen Spaltung, zurzeit mindestens gleich groß ist. Da aber die heutigen Methoden der Experimentalforschung, wie sich immer deutlicher herausstellt, bezüglich der Heraushebung und Isolierung der Faktoren sehr nahe an die Grenzen ihrer Leistungsfähigkeit gelangt sind, so müssen andere Wege eingeschlagen werden, um in allen diesen Verhältnissen größere Klarheit zu erlangen.

Nun wird uns aber gerade der systematische Ausbau der entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse und die zunehmende Kenntnis der relativen Komplexität der einzelnen Rassenmerkmale nicht bloß die Mittel an die Hand geben, die Regelmäßigkeiten in den Beziehungen zwischen Entwicklungsursachen und Vererbungsweise eingehender zu verfolgen, sondern auch die Entscheidung darüber ermöglichen, welche der beiden Ergänzungshypothesen des Mendelismus an und für sich besser begründet ist und welche von ihnen die speziellen Beziehungen zwischen Entwicklung und Vererbung besser erklärt.

Über die temporale Variation bei Copepoden (Cyclops, Diaptomus) und ihre Beziehung zu der bei Cladoceren.

Von **Otto Hartmann**, Graz.

Mit 22 Figuren im Text.

(Eingegangen 3. November 1916.)

Bekanntlich ist es das große Verdienst V. Brehms zuerst einwandfrei nachgewiesen zu haben, daß auch den Copepoden, im speziellen den Diaptomiden eine temporale Variation nicht fehlt. Wenngleich diese Variationen — worauf ja schon der Umstand, daß sie so spät erst entdeckt wurden, hindeutet — unvergleichlich weniger auffällig und ausgeprägt bei Copepoden als etwa bei Cladoceren und Rotatorien auftreten, so ist doch durch das tatsächliche Vorkommen bewiesen, daß Parthenogenese entgegen der Ansicht Lauterborns keine *conditio sine qua non* der Cyclomorphose sein kann.

M. E. ist überhaupt auch die geringe Ausbildung temporaler Variation sowie die geringe Beeinflußbarkeit der Gestalt und Größe der Copepoden überhaupt im Gegensatz zu den Cladoceren, wenigstens zunächst nicht, mit der bisexuellen Fortpflanzung in Zusammenhang zu bringen. Das was mir in dieser Beziehung festzustellen für wesentlich scheint, soll später Erwähnung finden.

Im folgenden sollen zunächst die tatsächlichen Beobachtungen, die ich anzustellen Gelegenheit hatte, besprochen werden.

I. Cyclops. (Fig. 1—6.)

Wie ich der „Planktonkunde“ von Steuer entnehme, soll nach Brehm bereits Lilljeborg an *Cyclops strenuus* jahreszeitliche Variation wahrgenommen haben. Als Resultat meiner zahlreichen Untersuchungen

ergab sich nun tatsächlich geringe Temporalvariation am fünften Beinpaar geschlechtsreifer Weibchen. Außerdem konnte festgestellt werden, daß die Sommertiere durchwegs etwas kleiner als die Winterexemplare sind, was darin seine Erklärung findet, das *Cyclops strenuus* als ausgesprochene Kaltwasserform mit einem Frequenzmaximum im Frühjahr und Herbst im Sommer ungünstige Existenzbedingungen findet. Zunächst ist also eine geringe Temporalvariation der Gesamtgröße zu konstatieren.

Die Größenvariation der Furkalborsten und des fünften Beines mit seinen Borsten geht zunächst der Gesamtgrößenvariation der Tiere parallel. Beim fünften Bein findet aber unabhängig davon noch eine

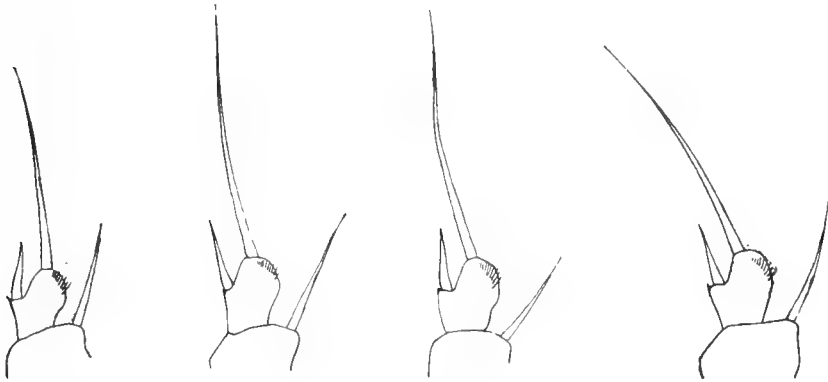


Fig. 1. VIII. 1913. Fig. 2. I. 1914. Fig. 3. VI. 1914. Fig. 4. I. 1915.

Fig. 1—4. Fünftes Bein von Freilandexemplaren (reife ♀) aus einem kleinen Tümpel.

Variation der relativen Borstenlängen bezogen auf die Länge des Endgliedes als Einheit statt. Insbesondere ist die Länge der Borste des Basalgliedes variabel und zwar ist dieselbe im Winter relativ und absolut länger. Diese Verhältnisse wie überhaupt auch die Variation der Größe dieses Beines als Ganzes sind an der Fig. 1—4 gut zu erkennen.

Was nun die Ursachen sowohl der allgemeinen Größenvariation als auch der relativen Variation des fünften Beines betrifft, so muß man zunächst an thermische Einflüsse denken, denn Nahrungsmangel usw. kann gerade im Sommer beim Frequenzminimum der Art nicht vorhanden sein. Ich habe, um das zu entscheiden, die Cyclopiden — und zwar junge Exemplare — durch etwa einen Monat bei niedriger (9° C) und hoher (25° C) Temperatur gezüchtet. Bei der Untersuchung, der

Exemplare annähernd gleicher Gesamtgröße zugrunde gelegt wurden, konnten tatsächlich am fünften Bein Unterschiede beobachtet werden (Fig. 5, 6). Zunächst ist der Außenranddorn des Endgliedes in der Wärme plumper und kürzer als bei tieferer Temperatur¹⁾. Auch die Endborste dieses Gliedes ist länger als bei hoher Temperatur. Die sekundäre Beborstung der Außenborste des Basalgliedes scheint im allgemeinen bei tieferer Temperatur zahlreicher zu sein. Nach alledem muß als feststehend angesehen werden, daß bei *Cyclops strenuus* durch äußere Faktoren eine wenn auch äußerst geringe und unscheinbare, jedoch



Fig. 5. 25° C.



Fig. 6. 9° C.

Fig. 5, 6. Exemplare aus der Experimentalkultur.

immerhin merkbare Veränderung in der Größe und Beborstung des fünften Beines bewirkt werden kann, wie auch äußere Faktoren die Gesamtgröße des Tieres in geringem Maße bestimmen können. Im Hinblick auf experimentelle Befunde hat jedenfalls Temperatur einen Ein-

¹⁾ Sämtliche Zeichnungen stellen typische Mittelwerte dar, die aus einer großen Zahl von Skizzen ausgewählt wurden. Jede einzelne Dimension des fünften Beines wurde genau gemessen und die absoluten und relativen Mittelwerte verglichen. Von der Wiedergabe dieser Zahlen kann ich Abstand nehmen. Die gemessenen Tiere sind alle geschlechtsreif.

fluß in obigem Sinne. Außer den besprochenen konnten keine temporalen Verschiedenheiten beobachtet werden.

II. Diaptomus.

Weit auffälligere Temporalvariationen konnten bei diesem Genus beobachtet werden. Besonders erweist sich die hyaline Lamelle mit eventuellen Hakenbildungen als variabel, während das fünfte Beinpaar sehr konstant erscheint. In Anbetracht dieser Verhältnisse ist es wohl wahrscheinlich, daß man auch bei anderen Cyclopiden mit entsprechend ausgeprägten Lamellenbildungen an der Antenne wird schöne Temporalvariation finden können.

a) *Diaptomus Zachariae* Poppe (Fig. 7—12).

In Anbetracht der großen Lokalvariation in der Beschaffenheit der Endglieder der rechten männlichen Antenne und mancher Charaktere des fünften Beinpaares mußte man auch temporale Variation vermuten. Betreffs der Konstatierung der Temporalvariation der hyalinen Lamelle und Hakens der männlichen Antenne jedoch ist große Vorsicht geboten, da diese Gebilde erst sehr spät in der individuellen Entwicklung ihre größte Ausbildung erlangen, so daß es nicht genügt nur Männchen zu vergleichen, die die letzte Häutung absolviert haben, sondern man darf nur Männchen womöglich gleichen Alters d. i. gleicher Gesamt- und Antennengröße (= -dicke) vergleichen. Bei jüngeren wiewohl schon fertig ausgebildeten Exemplaren ist nämlich die hyaline Lamelle und insbesondere der Haken viel niedriger und besonders letzterer noch sehr wenig differenziert. Erst bei alten Tieren erreicht er das Maximum seiner Ausbildung¹⁾. Es muß daher angenommen werden, daß diese Cuticularegebilde infolge der Tätigkeit basal gelegener Matrixzellen noch lange nach der letzten Häutung zu wachsen vermögen. Summa: nur Vergleich gleichgroßer Tiere und Antennen ist gestattet.

Da dieser *Diaptomus* der häufigste hierorts ist, so habe ich ein sehr reiches Material nach temporaler Variation untersuchen können. Am ausgeprägtesten — ja die einzigen vollkommen einwandfreien wirklichen Temporalvariationen — sind die Veränderungen der hyalinen

¹⁾ Fig. 9 zeigt eine solche „Hypertrophie“, wie sie als Lokalvariation für überhitzte Hügeltümpel charakteristisch ist. Zugleich eine Stütze späterer Ausführungen.

Lamelle und des Hakens am drittletzten Glied der rechten männlichen Antenne. Die Fig. 7, 8 illustrieren meine Befunde am besten. Es handelt sich hier um eine ganz durchgreifende Erscheinung: bei Zugrundelegung gleichgroßer Antennen d. i. gleichgroßer Tiere zeigt sich, daß die hyaline Lamelle im Sommer weitaus höher ist als im Winter, der Haken ist meist nur in der warmen Jahreszeit stark und deutlich herausdifferenziert, während er im Winter entweder ganz fehlt oder nur als etwas vorragende und verdickte, gestreifte Endpartie der Lamelle erscheint. Junge Tiere, die aber schon die letzte (sechste) Häutung bestanden haben, zeigen auch im Sommer an ihrer noch kleineren und dünneren Antenne noch keinen deutlichen Haken, der sich erst mit dem Alter und dem Kräftigerwerden des ganzen Tieres und der Antenne ausbildet. Das scheint mir auch ein bedeutsames Licht auf die Ursache dieser ausgeprägten Temporalvariation im Gegensatz zur Konstanz anderer Charaktere werfen. Ist nämlich die Entwicklung dieser Lamellen- und Hakenbildungen ein Prozeß, der nach der eigentlichen körperlichen Entwicklung also nach der sechsten Häutung noch weiterschreitet und erst nach längerem Leben des fertig ausgebildeten Individuums zum Ende kommt — vorausgesetzt, daß er überhaupt eine Sistierung erfährt —, so ist es klar, daß die geringe Ausbildung dieser Charaktere im Winter im gewissen Sinne als eine Hemmungsbildung infolge der tiefen Temperatur aufzufassen ist. Gemäß dem Gesetz von van't Hoff, nach dem alle chemischen Prozesse — und die materielle Grundlage aller Lebensprozesse ist doch eine den chemischen Gesetzen gehorchende — durch Erhöhung der Temperatur eine bedeutende Beschleunigung ihrer Ablaufgeschwindigkeit erfahren, ein Gesetz, das, wie Experimente gezeigt haben, tatsächlich weitgehend auf biologische Prozesse anwendbar ist, ist es klar, daß die Matrixzellen, durch deren Stoffwechselfunktion diese Chitinbildungen produziert werden resp. von der Basis aus immer neue Substanzen angelagert werden, in der Wärme eine weitaus intensivere Tätigkeit entfalten werden, so daß im Laufe des individuellen Lebens, wenn wir gleichaltrige Individuen vergleichen, bei hoher Temperatur die Lamelle und insbesondere der Haken eine beträchtlichere Größe erreichen werden als bei niedriger Temperatur, die bekanntlich stark hemmend auf die Stoffwechselintensität einwirkt. Daß nicht der ganze Organismus in seinem Wachstum und Vitalität zurückbleibt, hat seinen Grund in verschiedenen Faktoren, die mit der Regulationsfähigkeit und überhaupt mit den „Maschinenbedingungen“ des Gesamtorganismus zusammen-

hängen, Verhältnisse, die bei den isolierten Matrixzellen der Antennen-Cuticularbildungen nicht realisiert sind.

Ein Punkt muß jedoch noch hervorgehoben werden, da er von allgemeiner Bedeutung für die Beurteilung der Temporalvariation der Copepoden besonders der Diaptomiden ist. Zu allen Jahreszeiten findet man fertig ausgebildete kleinere und größere Exemplare, letztere stellen offenbar ältere Individuen vor. Gemäß diesen Unterschieden der Gesamtgröße findet man auch korrespondierende Größenunterschiede der einzelnen Teile z. B. der Antennen oder des fünften Beinpaars. Diese Variationen sind eine Funktion der Gesamtgröße, zu der sie sich proportional verhalten. Nicht so aber die Lamellen- und Hakenbildungen



Fig. 7. VIII. Fig. 8. VII.

Fig. 7, 8. *Diaptomus Zachariae*,
aus einem Teiche. Drittleztes Glied
der 3. Antenne.



Fig. 9.

Fig. 9. *Diaptomus Zachariae*,
aus einem überhitzten Tümpel (August).
Antenne ♂.

der Antennen, diese sind zwar in gewissem Grade ebenfalls von Alter und Größe abhängig, aber sie wachsen nicht proportional der Körper- und Antennengröße, sondern weitaus stärker, so daß also eine stärkere und kräftigere Antenne auch relativ einen weitaus größeren Haken und eine höhere Lamelle besitzt als eine dünnere Antenne. Es handelt sich hier im Gegensatz zu den eben erwähnten Beispielen um unabhängiges Wachstum. Wächst ein Körperteil oder irgend eine Bildung nur proportional der Körpergröße in funktionaler Abhängigkeit, so ist klar, daß es zu keiner Temporalvariation der Teile und Einzelbildungen hinsichtlich des Ganzen kommen kann. Es ist klar, wo ich hinaus will: Wir haben es in den Copepoden mit Organismen zu tun, die nach der letzten Häutung nurmehr in geringem Maße des Wachstums fähig sind, wobei alle Teile proportional zunehmen. Wenn demnach temporale d. i.

milieubedingte Variation stattfindet, so müssen unabhängig vom sehr geringen proportionalen Größenwachstum lokalisierte Wachstums- und Bildungsprozesse auftreten bzw. vorhanden sein,¹⁾ die zeitlebens oder doch noch längere Zeit nach der letzten Häutung persistieren und von der Gesamtgröße prinzipiell unabhängig sind. Durch Förderung, Umgestaltung oder Hemmung dieser lokalisierten, permanenten, postlarvalen



Fig. 10.

Erklärung siehe im Text.

Wachstums- und Bildungsprozesse seitens äußerer Faktoren kommt dann Temporalvariation zustande. Kurz gesagt, wir werden dann bei Copepoden temporale Variation eines Teiles vermuten dürfen, wenn derselbe während der postlarvalen Entwicklung unabhängig vom Gesamtwachstum Veränderungen infolge lokalisierten Wachstums eingeht, Veränderungen, die demnach in ihrer Größe und Ausdehnung vom Alter, also von der Zeitdauer abhängig sind. Daß die Lamelle und der Haken der Antenne, wie wir oben sahen tatsächlich mit dem Alter an Größe zunehmen, also unabhängiges, disproportionalen Wachstum, zeigen läßt auch Temporalvariation vermuten, deren Existenz denn auch tatsächlich ist.

Bei dem fünften Beinpaar finden wir derartiges nicht, hier sind die Proportionen mit der letzten Häutung gegeben und demgemäß finden wir auch keine Temporalvariation. Einige Bildungen machen jedoch hier eine Ausnahme und bestätigen die obigen Darlegungen¹⁾. Das fünfte Fußpaar des Männchens zeigt in keinerlei Weise temporale Variation. Weder die Bewehrung und Beschaffenheit des linken oder rechten Beines noch die Krümmung des Endhakens usw. Als außerordentlich seltene, nur einmal gefundene Abnormität setze ich in Fig. 10 einen rechten Fuß mit Duplizität des Außenranddornes her. Es handelt sich offenbar um die durch irgendwelche äußere oder innere Einflüsse hervorbrachte teratologische Spaltung der embryonalen bzw. larvalen An-

¹⁾ Durch obige Auseinandersetzung ist nur eine Seite und gewissermaßen ein Zusammenhang herausgegriffen. Es kann selbstverständlich durch Beeinflussung der Larvenentwicklung und Häutungen ebenfalls Temporalvariation von Bildungen stattfinden, die keiner Veränderung nach den Häutungen mehr fähig. Das scheint jedoch auffallenderweise selten zu sein, denn sonst müßte Temporalvariation bei Copepoden an der Tagesordnung und sehr auffällig sein.

lage jenes Dornes, Vorgänge, die ja bei Wirbeltieren eine eingehende Bearbeitung und Analyse fanden. Anders verhält sich das fünfte Fußpaar des Weibchens (Fig. 11, 12). Hier zeigt sich, daß im allgemeinen die Endborsten und besonders der größere am Ende des Endopoditen, im Winter relativ und absolut länger ist als im Sommer. Wenn wir andererseits finden, daß im selben Fang größere Tiere mit demgemäß größerem fünften Bein eine nicht nur absolut sondern auch relativ längere Endborste besitzen, so werden wir annehmen müssen, daß die Länge dieser Borste in postlarvaler Zeit mit dem Alter zunehmen kann. Jedoch kann ich nicht erklären, wieso diese Borste im Winter so besonders günstige Existenzbedingungen findet. Allerdings scheint es, daß wir es hier nur mit scheinbarer Temporalvariation zu tun haben, indem die Tiere im Winter durchwegs größer zu sein scheinen, da es sich offenbar um sehr alte Exemplare handelt¹⁾. So dürften diese subtilen und nur an der Hand zahlreicher Messungen deutlichen temporalen Unterschiede ihre beste Erklärung finden. Der Chitinzapfen an der Endkrallen beim Weibchen zeigt keine Temporalvariation, wie ja auch in dem mir vorliegenden reichen Material die Lokalvariation dieser Bildung auffallenderweise nur sehr gering ist²⁾. Der Endopodit reicht in seiner Länge in lokaler Hinsicht meist weitaus nicht an den Chitinzahn des Exp. heran, sehr selten findet sich ein Übertreten als Lokalvariation mancher Gewässer. Zu bemerken wäre noch, daß sich die Art von Mai (seltener April) bis in den Dezember und selbst Februar findet mit einem Maximum in Mai-Juni und September-Oktober.

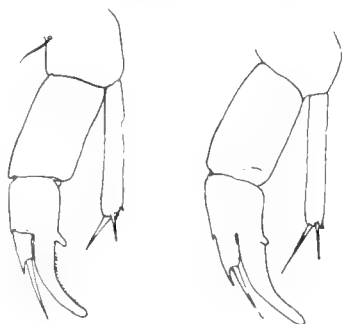


Fig. 11. 22. VII. Fig. 12. 4. I.

Fig. 11, 12. Drapt. Zachariae.
Fünftes Bein ♀ (aus einem Teiche).

b) *Diaptomus denticornis* Wierz. (Fig. 13—16).

Hier haben wir es mit einem reinen Teichbewohner zu tun, dessen Hauptfrequenzzeit in den Sommer fällt. Er tritt im Mai auf und ver-

¹⁾ Außerdem findet vielleicht ein Wachstum jener Borste noch statt, nachdem das Gesamtwachstum längst sistiert ist.

²⁾ Bezüglich der Phylogenese dieses Chitinzahnes vergl. die in meiner Arbeit über die Cladoc. und Copep. Österreichs angeführte Literatur, besonders Langhans 07.

schwindet meist im November, sehr selten findet man ihn noch vereinzelt im Februar.

Temporalvariation zeigt zunächst in ausgesprochenstem Maße die männliche rechte Antenne mit ihrer hyalinen Lamelle und dem Endhaken. Bezüglich der Verhältnisse während des individuellen Lebens liegen die Dinge offenbar ähnlich wie bei *D. Zachariae*. Die Fig. 13, 14 zeigen die Temporalvariation dieser Bildungen. Wir konstatieren, daß hier ebenso wie bei *D. Zachariae*, *ceteris paribus*, die Lamelle an Höhe und auch an distaler Ausdehnung im Sommer stärker ausgebildet ist als

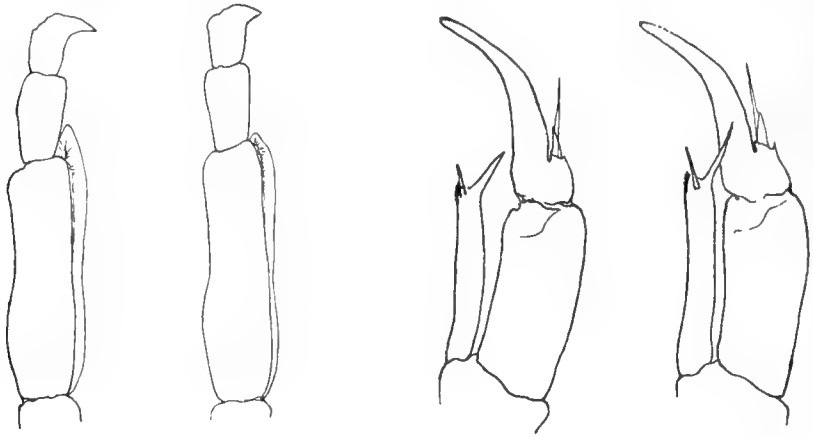


Fig. 13. VI—VIII. Fig. 14. XI.

Fig. 15. VII. 1915. Fig. 16. II. 1916.

Fig. 13, 14. *Diapt. denticornis* ♂.
Ruderantennen-Ende. (Aus einem Teich.)

Fig. 15, 16. *Diapt. denticornis* ♀.
Fünftes Bein ♀.

im Winter. Die Erklärung ist analog der bei *D. Zachariae* gegebenen. Auch der Endhaken scheint eine ähnliche wenn auch viel schwächer ausgeprägte Variation durchzumachen, doch liegt die Sache nicht so klar zutage. Bezüglich der hyalinen Lamelle ist insbesondere die Ausbildung des langen Fortsatzes in distaler Richtung für die Sommertiere charakteristisch.

Am männlichen fünften Beinpaare konnte keine Temporalvariation festgestellt werden. Anders jedoch am weiblichen. Hier variiert die ganz homologe Bildung wie bei *D. Zachariae*, nämlich der größere Enddorn des Endopoditen. Wir stellen zunächst fest, daß dieser Dorn relativ und absolut im Winter länger ist als im Sommer (Fig. 15, 16). Ganz ähnlich, nur manchmal noch auffälliger verhält sich der kleinere Dorn. Es muß festgestellt werden, daß die Herbst- und Wintertiere,

da es sich offenbar um alte Exemplare handelt, meistens größer als die Sommertiere sind, und ebenso verhält sich auch das fünfte Beinpaar. Es liegt daher nahe zu vermuten, daß die relative und absolute Größenzunahme jener Enddornen eine progressive Bildung mit fortschreitendem Alter ist. Jedoch scheinen auch bei Vergleich genau gleichgroßer Endopoditen des Sommers und Winters, diese längere Enddornen zu besitzen. Nur Experimente könnten darüber Auskunft erteilen wie überhaupt derartige Forschungen auch für die genaueren Vorgänge des postlarvalen Wachstums usw. unbedingt nötig sind. Wie dem aber auch sei, ob wir es hier mit milieubedingter, echter Temporalvariation auf Grund cyclisch variabler Faktoren oder nur mit lokalisierten Wachstumshypertrophien im Gefolge längeren Lebens, und folglich mit falscher Cyclo-morphose zu tun haben, sicher ist, daß auch am fünften Beinpaare ♀ bei *D. denticornis* temporale Verschiedenheiten deutlich zu erkennen sind.

c) *Diaptomus castor* Jurine (Fig. 17, 18).

Ausgesprochener Tümpelbewohner und zwar bevorzugt er pflanzen- und pflanzendetritusreiche Wiesen- und Flußautentümpel. Mai—Oktober.

Bevor ich auf einige Beobachtungen über Temporalvariation dieses großen *Diaptomus* eingehe, seien einige Tatsachen mitgeteilt, die geeignet sind die Frage, ob auch erwachsene *Diaptomi* im Schlamm eine Trockenperiode lebend zu überdauern vermögen, zu beleuchten. Daß Copepoden in Eiform der vollkommenen Austrocknung standhalten können, ist durch Arbeiten von Claus, Haecker und Wolf bekannt. Für *Cyclops* ist durch Claus nachgewiesen, daß er sowohl in verschiedenen Stadien der Cyclopidreihe als auch als geschlechtsreife Form die Austrocknung jahrelang überdauern kann. Für *Diaptomus* ist jedoch die absolute Austrocknungsfestigkeit eventl. von jahrelanger Dauer nicht so sicher. Wolf (05) konstatiert, „daß auch *Centropagiden*-Arten imstande sind, im ausgewachsenen Zustande der Trockenheit kürzere oder längere Zeit erfolgreich Widerstand zu leisten“. Meine Beobachtungen an *D. castor* und auch an *D. tatricus* Wierz. bringen eine vollkommene Bestätigung dieser Feststellung¹⁾. Es steht über allem Zweifel fest,

¹⁾ Die Beobachtungen sind folgende: Der betreffende Tümpel war Ende April 1912 noch vollkommen ausgetrocknet, genau einen Monat später waren zahlreiche große Exemplare dieses *Diaptomus* in lebhafter Fortpflanzung in ihm anzutreffen. Ähnlich im Herbst. Nachdem die Tiere trotz hohen Wasserstandes im Juni verschwunden waren, trocknete im Sommer der Tümpel aus, um sich erst im September wieder zu füllen. Im Oktober traf ich geschlechtsreife Tiere. Eine Entwicklung innerhalb eines Monates aus Eiern ist ausgeschlossen.

daß *Diaptomus castor* in ausgewachsenem Zustand die Winter- und Sommermonate in ausgetrockneten Gewässern zu überdauern vermag. In den Sommermonaten dürfte es sich um eine absolute Lufttrockenheit der Tiere handeln (physikalische Austrocknung). Im Winter besteht wahrscheinlich infolge des Ausfrierens des Wassers aus den Körpersäften, wofern es nicht eher schon verdunstete, vollkommene physiologische Austrocknung. Obwohl also für *Castor* Dauereier nachgewiesen sind (Wolf), besteht in Anbetracht obiger Umstände biologisch keine Notwendigkeit derselben für die Erhaltung der Art.

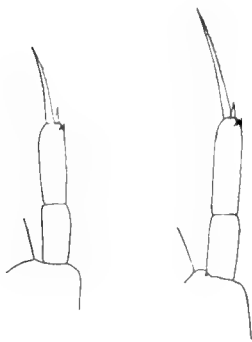


Fig. 17.
27. V.

Fig. 18.
27. X.

Fig. 17, 18. *Diapt. castor*.
Fünftes Bein ♀. Endopodit.
(aus einem Tümpel).

Was nun die Temporalvariation dieser Art betrifft, so kommt für eine solche eventl. nur der Endopodit des fünften weiblichen Beines in Betracht. Die Fig. 17, 18 zeigen das beobachtete Verhalten. Es muß bemerkt werden, daß die Oktobertiere offenbar die, die Austrocknung im Sommer überdauernden Frühjahrstiere darstellen. Schon dadurch scheint eine temporale Variation im eigentlichen milieubedingten Sinne unmöglich. Die Oktobertiere sind offenbar weiter gewachsen und also größer als die Maitiere, demgemäß sind auch die fünften Beine größer. Die Endborste des Endopoditen jedoch ist auch relativ bedeutend gegenüber dem Mai gewachsen und es illustrieren diese Verhältnisse, trotzdem sie keine eigentliche Temporalvariation darstellen, doch meine früheren Erörterungen,

es handelt sich hier um ungleiches, lokalisiertes Wachstum gewisser Teile bei geschlechtsreifen Tieren, wodurch die relativen Proportionen mancher Organe der älteren gegenüber den jüngeren geschlechtsreifen Tieren verändert werden, was eventl. Temporalvariation vortäuschen kann. Will man das aber als Temporalvariation bezeichnen, so muß davon scharf die eigentliche, meist milieubedingte unterschieden werden.

d) *Diaptomus tatricus* Wierz. (Fig. 19—22).

In Bd. 45 des Zool. Anzeigers veröffentlichte ich zwei neue Fundorte dieses *Diaptomus* aus der Umgebung von Graz. Es zeigte sich, daß die biologisch ziemlich verschiedenen Fundorte durch etwas, be-

sonders in den fünften Beinpaaren, verschiedene Rassen ausgezeichnet sind. Im Anschluß daran sprach ich die Vermutung aus, daß dieser Diaptomus, da er so deutlich auf Milieuunterschiede zweier so benachbarter Fundorte reagiere, auch Temporalvariation zeigen dürfte. Ich dachte damals besonders an die fünften Beinpaare. Das hat sich jedoch nur zum Teil als richtig erwiesen.

Zunächst sei es mir gestattet, gewissermaßen als Ergänzung zu obiger Arbeit Angaben über die Färbung dieses Diaptomus zu bringen. Brehm charakterisiert ihn als lebhaft rot.



Fig. 19. V.



Fig. 20. VIII.

Fig. 19, 20. Diapt. tetricus.
Drittletztes Glied der ♂-Antenne.



Fig. 21. VIII.



Fig. 22. XI.

Fig. 21, 22. Diapt. tetricus.
Fünftes Bein ♀.

♂¹⁾ Beide Antennen feuerrot, gegen die Basis blasser. Alle Beinpaare licht ziegelrot, besonders die ersten Paare und die zweiten Antennen. Ansatz der Extremitäten am Thorax und die seitlichen Thoraxecken besonders stark rot. Furka schwach rot.

♀ Nur vorderer Randsaum der ersten Antenne rot. Genitalapparat (Rp. sem.) stark rot. Furka und Mundgliedmaßen lichtrot. Eiballen dunkelziegelrot bis schwarzrot.

Temporalvariation zeigen die Antennen und in gewissem Grade auch die Endopoditen der weiblichen fünften Beinpaare.

¹⁾ Mit Zugrundelegung von Tieren des Frühjahrs; im Sommer ist die Färbung weniger prächtig.

Die hyalinen Lamellen am drittletzten Gliede (Fig. 19, 20) der rechten männlichen Antennen sind bei Vergleich gleichgroßer Exemplare im Sommer (August) viel höher als im Frühjahr (Mai) beim ersten Auftreten der Art. Die Maitiere dürften teilweise jedenfalls die Herbsttiere des vergangenen Jahres sein, die im Schlamm überwinterten, denn im April waren überhaupt noch keine Diaptomus, auch keine Naupliusstadien, zu finden, einen Monat später waren schon eiertragende Weibchen vorhanden. Demnach erklärt auch dieser Umstand die niedere Lamelle. Die kausale Erklärung dürfte hier ganz analog zu suchen sein wie bei *D. Zachariae* und *denticornis*.

Es ist ganz auffällig, daß der Endteil des Endopoditen des fünften weiblichen Beinpaares bei allen bisher besprochenen Diaptomi mehr weniger temporale Verschiedenheiten zeigt. Das scheint doch dafür zu sprechen, daß wie in diesem Teil eine Bildung von hoher Labilität und Beeinflußbarkeit durch äußere Faktoren vor uns haben. Vergleichen wir Endopoditen gleicher Größe von August- und Novembertieren, so finden wir, daß im Durchschnitt der kegelförmige, von feineren und gröberen Borsten umrahmte Endteil im Sommer mehr in eine Spitze ausgezogen ist, während er im Herbst einen mehr stumpfen Kegel bildet. Die Fig. 21, 22 zeigen in dieser Hinsicht besonders extreme Fälle.

Bezüglich der Fähigkeit dieses Diaptomus zur Austrocknung möchte ich noch erwähnen, daß der Tümpel, der ihn beherbergt, etwa einen Monat lang (im Juli) vollkommen trocken lag, trotzdem waren binnen 14 Tagen nach Neubespannung im August schon geschlechtsreife, eiertragende Exemplare in großer Anzahl vorhanden. Die Fähigkeit dieses Diaptomus im geschlechtsreifen Zustand eine sommerliche Austrocknung (bezw. Ablassung des Gewässers) und auch den Winter, sei es im zugefrorenen¹⁾ oder abgelassenen Gewässer, im scheintoten Zustande zu überdauern steht demnach fest.

III. Allgemeines.

Unsere Resultate überblickend finden wir, daß, obgleich den Copepoden milieubedingte Temporalvariation keineswegs fehlt, ja gewisse Bildungen (Antennenlamellen) aus oben erörterten Gründen einer ziemlich allgemeinen Variabilität in temporal-milieubingter Weise zu unter-

¹⁾ Auch bei hohem Wasserstande verschwindet dieser Diaptomus Ende November bezw. ist Ende Dezember nicht mehr aufzufinden.

liegen scheinen, trotz alledem die Temporalvariation der Copepoden als Ganzes betrachtet und der der Cladoceren und Rotatorien gegenübergestellt relativ sehr gering, ja minimal ist. Das bedarf der Erklärung.

So lange man von einer Cyclomorphose bei Copepoden überhaupt keine Kenntnis hatte, war man geneigt, dieses Fehlen durch das Vorhandensein einer ständigen Amphimixis, die das Auftreten extremer Anpassungen verhindere, zu erklären (Lauterborn). Eben dieser Autor führt als die Temporalvariation hindernden Faktor auch die lange Dauer des Larvenlebens der Copepoden, die die Zahl der in einem Jahre möglichen Generationen und damit die Einwirkungsmöglichkeit externer Einflüsse vermindert, an. Obwohl nun nach den grundlegenden Beobachtungen Brehms die Lauterbornschen Ansichten im strengen Sinne ihrer tatsächlichen Grundlage entbehren, so kann man doch geneigt sein, das vielfache Fehlen oder doch die außerordentlich unscheinbare Temporalvariation der Copepoden in obigem Sinne zu erklären. Was aber die Beeinflussung der Copepoden durch das Milieu überhaupt, im Gegensatz zur leichten und tiefgreifenden Beeinflussungsmöglichkeit bei Cladoceren schon innerhalb einer Generation betrifft, scheinen mir diese Gründe in keinerlei Weise eine Erklärung dieser Verschiedenheiten zuzulassen. Die Lauterbornsche Auffassung könnte höchstens die fehlende Akkumulationswicklung äußerer Reize bei Copepoden im Gegensatz z. B. zu den Cladoceren dartun, nicht aber überhaupt die schwere Beeinflussbarkeit innerhalb einer Generation. Daß bei Cladoceren Einwirkungen äußerer Art (Temperatur), wenn sie auch nur auf eine Generation in gewisser Zeitdauer einwirken, eine starke und deutliche morphologische Veränderung bewirken können, steht durch die grundlegenden Untersuchungen Ostwalds fest¹⁾. Hier kommt offenbar eine Akkumulation der Einflüsse durch mehrere Generationen, die eventl. durch Amphimixis z. B. bei Copepoden verhindert werden könnte, gar nicht in Frage, da eine Generation genügt. Jedoch weiß ich sehr wohl, daß gerade auf dieses Beispiel kein besonderes Gewicht zu legen ist, da wir es in den Helmbildungen und deren Variation bei Daphniden vielleicht mit Anpassungserscheinungen zu tun haben, jedenfalls aber mit spezifischen, erblich fixierten Bildungen von langer Geschichte, deren Auftreten bei gewissen Bedingungen daher jedenfalls nicht in meinem Sinne als primäre Reaktion aufzufassen ist, sondern als Auslösungsvorgang auf

¹⁾ Ob hier nur Temperatur das wesentliche ist, bleibt sich für unseren Zweck gleichgültig.

Grund vererbter (vielleicht sogar cyclisch-variabler) Reaktionsnorm und partieller, lokalisierter Labilität, oder um mit Semon zu reden als ektogene (verbunden mit chronogener?) Ekphorie von Eugramm-komplexen.

Aber wir kennen auch zahlreiche Beispiele unmittelbarer, primärer Reaktion auf äußere Reize innerhalb einer Individualentwicklung bei Cladoceren, wodurch typische Cyclomorphose zustande kommen kann¹⁾. So kommt es oftmals in Teichen vor, daß im Frühjahr (April) eine große ex ephippio stammende Daphniasrasse existiert, aber schon deren Nachkommen sind infolge irgend welcher ungünstigen Einflüsse, die wohl thermischer Natur zu sein scheinen, oft um mehr als die Hälfte kleiner und überhaupt weniger vital, den umgekehrten Fall, nur nicht so extrem, findet man in den Herbstmonaten. Es kann also im Laufe einer Individualentwicklung durch äußere Faktoren in hohem Maße die Gesamtgröße — und übrigens auch viele Teilcharaktere — bei Cladoceren modifiziert werden —, es ist nicht einzusehen, wieso daran Parthenogenese zunächst schuld sein soll. Warum aber tritt uns bei Copepoden dergleichen niemals auch nur annähernd so ausgeprägt entgegen? Das ist das Problem. Es sind verschiedene Ursachen, die teilweise leicht zu finden sind.

Die Cladoceren häuten sich ihr ganzes Leben hindurch auch nach Erlangung der Geschlechtsreife. So ist je nach den Bedingungen ständiges Wachstum gegeben oder dasselbe wird verhindert. Bei Copepoden ist die Häutung lediglich ein Faktor der individuellen Larvenentwicklung bis zur sexuellen Reife. Nach der sechsten Häutung kann ein Wachstum jedenfalls nur in sehr geringem Maße stattfinden. Jedoch das erklärt viel — nicht alles. Während des langdauernden Larvenlebens mit seinen Häutungen wäre doch ausreichende Gelegenheit zur Beeinflussung der Gesamtgröße und spezieller Charaktere. Größenunterschiede lassen sich allerdings unter extremen Kulturbedingungen (Nahrungsmangel, hohe Temperatur) voll erzielen, aber wie gering sind sie im Vergleich zu den Cladoceren, die man ebensolange (eine Generation) beeinflußt hat. Nun aber gar irgend welche Einzelheiten der morphologischen Gestaltung, was bei Cladoceren leicht gelingt zu verändern, gelingt nur selten und in sehr geringem Grade (siehe die Angaben über Cyclops). Ich spreche hier selbstverständlich nur von Temporalvariation oder experimenteller Beeinflussung kürzerer Dauer. Wie die

¹⁾ Siehe u. a. meine Arbeit über die Cyclomorphose bei Cladoceren.

immerhin nicht unbeträchtliche Lokalvariation der Copepoden (insbesondere *Diaptomus*) beweist, liegen hier die Dinge anders.

Ein anderer Faktor, der die Unterschiede zwischen Copepoden und Cladoceren erklären hilft, ist die Fortpflanzung und der Entwicklungsverlauf, wobei von den Unterschieden der monogenen und digenen Fortpflanzung vollkommen abgesehen werden kann. Gesetzt ein Copepode entwickelt sich unter ungünstigen Bedingungen in freier Natur, so scheint sich die ganze Entwicklung zu verlangsamen und die Geschlechtsreife hinauszuziehen, damit ist aber in Anbetracht der langen Entwicklungsdauer die Möglichkeit des Eintrittes besserer Bedingungen gegeben. Die Copepoden sind also hierin in hohem Maße von kurzdauernden Schwankungen der Existenzbedingungen, die bei Cladoceren schon deutliche Temporalvariation hervorbringen können, unabhängig. Dagegen scheint der Eintritt der Geschlechtsreife bei Cladoceren viel weniger durch äußere Faktoren verzögert zu werden. Die individuelle Entwicklung gelangt unter ungünstigen Bedingungen viel früher zum Stillstand, die Folge davon ist, daß die schwächlichen und kleinen Tiere auch eine schwache Nachkommenschaft produzieren.

Aber noch weitere Unterschiede ergeben sich, auf denen die höhere Beeinflußbarkeit der Cladoceren den Copepoden gegenüber beruht. Bei ersteren durchläuft der Embryo seine ganze Entwicklung innerhalb des mütterlichen Körpers und erhält von ihm, wie wir seit Weismann für viele Arten wissen, Nährstoffe in gelöster Form. Es ist demnach klar, daß die konstitutionelle Beschaffenheit der Mutter und ihre Vitalität für die Qualität und Quantität der Brutraumernährung von besonderer Bedeutung sein muß, nicht bloß für die Größe und den Dotterreichtum der produzierten Eier. Der Einfluß der Mutter ist also in physiologischer Hinsicht bei der Entwicklung der Cladoceren viel nachhaltiger und andauernder als bei Copepoden. Ist die Mutter klein und schwächlich, so muß das bei ersteren viel nachhaltigere Folgen in der nächsten Generation zeigen als bei den Copepoden, bei denen nach der Eiablage der junge Organismus dem Einfluß des mütterlichen entzogen und ganz auf sich selbst gestellt ist. So ist die Möglichkeit gegeben, daß auch die Nachkommen einer geschädigten Generation, dadurch daß sie von Jugend auf als Larven Gelegenheit haben die optimalen Bedingungen auszunutzen und so schädliche Konstitutionsmerkmale auszubessern, große, kräftige, überhaupt Organismen von hoher Vitalität darstellen. Der Nutzen des freien Larvenlebens und des Losgelöstseins von der Mutter, falls diese den heranwachsenden Embryonen (wie oft bei Clado-

ceren) mangels an Vitalität keine genügend günstigen Existenzbedingungen in ihrem Körper zu geben vermöchte, tritt noch in anderen, mehr unmittelbar erkennbarer Richtung zutage. Es ist zunächst klar, daß die kleinen Nauplienlarven auch dort — insbesondere habe ich hier reine Planktonbedingungen im Auge — noch genügend Nahrung finden, wo die größeren Zentrifugenorganismen usw. für die erwachsenen Tiere nicht mehr in genügendem Maße vorhanden sind. Es können also die erwachsenen Tiere unterernährt sein, die Nauplien dagegen nicht. Es ist klar, daß für den Fall einer Brutraumentwicklung und -ernährung die entwickelnde Generation wohl nicht so günstig stünde. Hier wäre auch nochmals an die mit der langen Larvenentwicklung bezw. mit dem Hinausschieben der Erlangung der Geschlechtsreife gegebenen günstigen Bedingungen zur Überdauerung schlechter Milieuverhältnisse zu erinnern.

Im vorhergehenden haben wir vorzüglich der Ernährungsbedingungen rein planktonisch lebender Arten gedacht, bei Teich-, Tümpel- und Litoralfaunen sind jedoch die Unterschiede in der Ernährungsmöglichkeit der Copepoden und Cladoceren noch größer. Während die Cladoceren — wenigstens die freischwimmenden nicht limnicolen Arten — hauptsächlich auf das Zentrifugenplankton usw. angewiesen sind¹⁾, das quantitativ und qualitativ starken Variationen unterworfen ist, sind die litoralen Copepoden (speziell Cyclops) vermöge ihrer normalen Tätigkeit des Abweidens von sessilen Pflanzen und Bakterien bezw. von Detritus im Besitze einer annähernd konstanten, überreichen Nahrungsquelle.

Als letzten und wesentlichsten Punkt stoßen wir jedoch auf einen des näheren vollkommen unbekannten Faktor: die Copepoden scheinen konstitutionell überhaupt sehr stabil und stark äußeren morphologischen Einflüssen gegenüber zu sein, das ist eine im Wesen dieser Tiere gelegene Eigenschaft ihrer physiologischen Konstitution, die sich nicht in die Wirksamkeit der im vorigen besprochenen und noch zu besprechenden Faktoren vollkommen auflösen läßt.

Im vorstehenden haben wir zunächst vorwiegend die allgemeine Beeinflußbarkeit und die Größenvariation berücksichtigt, auch haben wir auf die Unterschiede, die durch die Parthenogenese bezw. durch die Amphimixis gegeben sind, noch nicht Rücksicht genommen. Die Mög-

¹⁾ Trotz der verbreiteten Ansicht, daß z. B. Daphnien sich von Detritus usw. normalerweise ernähren, muß doch betont werden, daß ein gutes Gedeihen meist doch an Zentrifugenplankton-Nahrung gebunden ist.

lichkeit der Temporalvariation einzelner, spezieller Charaktere steht jedoch, wenn wir von Befunden bei Cladoceren ausgehen, vielfach in einiger Beziehung zur Art der Fortpflanzung, so daß wir beides nun gemeinsam behandeln.

Zunächst ist zu konstatieren, daß den Copepoden fast alle jene Bildungen abgehen, die bei Cladoceren so leicht durch äußere Faktoren beeinflussbar sind, z. B. Helm, Schalenstachel, Brutraum, der je nach der Intensität der Fortpflanzung durch den Grad seiner Füllung den Tieren eine so verschiedene Gesamtgestalt verleiht.

Außerdem zeigt bei Cladoceren die Schalenskulptur usw. eine deutliche temporale Variation, für die bei Copepoden einmal die Grundlage, dann auch die Voraussetzung fehlt (Mangel postlarvaler Häutungen). Bei Copepoden finden wir vor allem eine Variation der Anhangslamellen und Hakenbildungen der männlichen Antennen (vergl. bezüglich der Ursachen die früheren Ausführungen). Hingegen sind z. B. die rudimentären Beinpaare fast als unbeeinflussbar zu bezeichnen, denn jedenfalls sind viele der früher betrachteten Variationen als progressiv mit dem zunehmenden Alter sich einstellende disproportionale und lokalisierte Wachstumsprozesse aufzufassen, die vielleicht allerdings sekundär durch äußere Faktoren beeinflussbar sind. Jedenfalls ist hier in Rechnung zu ziehen, daß es sich um alte, rudimentäre Organe handelt, die teilweise eine sekundäre Funktion übernommen haben, und wir wissen ja, das alte, rudimentäre Organe oft mit außerordentlicher Zähigkeit sich erhalten und daher wohl auch auf äußere Faktoren nur schwer im Sinne einer Umgestaltung reagieren. Eine größere Umgestaltung durch äußere Faktoren könnte zudem nur während der larvalen Häutungsperioden erfolgen, es ist aber offenbar die Tendenz zur typischen Bildung jener Organe so groß, daß eine Beeinflussbarkeit, wo sie überhaupt vorkommt, in sehr engen, mehr sekundären Grenzen bleibt.

Nehmen wir, um diese Verhältnisse genauer zu studieren, das Postabdomen der Cladoceren zum Vergleich herbei. In der Ontogenese findet man meist z. B. bei *Daphnia*, daß junge, unreife Weibchen eine geringere Dornanzahl an der Analkante haben als eben geschlechtsreife und diese wiederum eine geringere als alte Tiere; es findet also zeit-
lebens, gelegentlich der persistierenden Häutungen, eine Vermehrung der Postabdominalzähnen statt. Eine Temporalvariation der Anzahl dieser Gebilde kommt so oft insofern vor, als durch gewisse schädigende Einflüsse (zu hohe Temperatur und Salzgehalt) eine Hemmung in der Entwicklung des Individuums in gewissen Zeiten statthat, wodurch zwar

die Tiere die Geschlechtsreife erreichen aber kleiner sind als unter günstigen Umständen und überhaupt in der Entwicklung gehemmt sind. Sie haben auf einem früheren Stadium gewissermaßen die Reife erlangt und demgemäß ist die Zahl der Postabdominalzähne eine geringere¹⁾. Dadurch, daß bei Cladoceren der Eintritt der Geschlechtsreife hinsichtlich morphologischer Entwicklungskennzeichen, wie überhaupt die individuelle Entwicklung, die ja eigentlich vermöge der Häutungen bis zum Tode dauert, durch äußere Einflüsse verschoben bzw. gefördert oder gehemmt werden kann, kann Temporalvariation in den verschiedenen Richtungen zustande kommen. Bei Copepoden kann diese Verlagerung der Fortpflanzungsperiode in obigem Sinne, also gewissermaßen des ganzen Lebens als ausgebildete Geschlechtsform in frühere Entwicklungsstadien durch Beschleunigung der sexuellen Reife bzw. der Hemmung der progressiven Entwicklung in morphologischer Hinsicht auch nach Eintritt der sexuellen Reife — Faktoren, die bei Cladoceren Temporalvariation zustande bringen können — nicht in Betracht kommen, da sie einmal nach der letzten Häutung normalerweise keine Umbildungs- und Neubildungsprozesse eingehen können, die eventl. beeinflußt werden können²⁾. Andererseits kann der Eintritt der sexuellen Reife bei ihnen nicht dergestalt verschoben werden und so ein anderes Aussehen der Tiere bewirkt werden, daß etwa die letzte Häutung ausfiel³⁾ oder noch nach der letzten Häutung larvale Charaktere persistierten. Kurzum bei den Copepoden muß die Entwicklung eine bestimmte, streng normierte Bahn durchlaufen, nach deren Ablauf eine morphologisch fest bestimmte Geschlechtsform hervortritt; nun ist die Entwicklung abgeschlossen: Von Verhältnissen wie bei Cladoceren, die eine Temporalvariation bedingen könnten, ist hier keine Rede.

Wir haben also bisher eine Reihe — jedoch sicher nicht alle — Faktoren kennen gelernt, die, ohne daß man die Unterschiede in der Fortpflanzung heranzuziehen brauchte, das Fehlen, resp. die außerordentlich minimale Art der Temporalvariation der Copepoden gegenüber den Cladoceren beleuchten.

¹⁾ Vergl. diesbezüglich auch die Arbeit Schmankewitsch', sowie bezüglich der experimentellen Beeinflussung der Häutungen und des Wachstums die Arbeit von Papanicolaou.

²⁾ Die Antennenlamellen und vielleicht einige andere Borsten und Bestandteile des fünften Beines machen hierin scheinbar eine kleine, unbedeutende Ausnahme, siehe darüber früher.

³⁾ Damit soll natürlich zunächst nicht gesagt sein, daß bei Cladoceren eine embryonale Häutung ausfallen könnte oder müßte.

Trotz alledem bleibt der Unterschied der Fortpflanzung ein wesentlicher Faktor in der Ursachenreihe, der insbesondere sich für die Frage der akkumulativen sich von Generation zu Generation steigern- den Abweichung geltend macht. Nehmen wir gleich aus der Menge hierhergehöriger Beispiele unser Postabdomen von *Daphnia* heraus¹⁾. Neben der früher besprochenen, im gewissen Sinne Pseudotemporal- variation kann man konstatieren, daß die ziemlich gleichgroßen Tiere des Frühjahrs und Herbstes, bei denen also irgendwelche Verfrühung der sexuellen Reife, bezw. Hemmung der Entwicklung usw. nicht, wenig- stens relativ nicht, stattgefunden hat, sich dennoch in der Zahl der Postabdominalzähnen unterscheiden. Äußere Einflüsse kommen nicht in Betracht. Die Frühjahrs-Exehippiotiere, die den parthenogenetischen Zyklus beginnen, besitzen eine größere Zahl von Zähnen als die Herbst- tiere, die das Ende des Zyklus repräsentieren. Hier haben wir es, wie ich im Anschlusse an Behning schon in einer früheren Arbeit (6) aus- führte, zweifellos mit Erscheinungen zu tun, die im Verlauf des Zyklus bezw. in der Fortpflanzungsart ihren Grund haben. Daß Parthenogenese die Ursache, mindestens aber die Voraussetzung ist, läßt sich leicht zeigen, denn während diese Abnahme der Zähnenzahl in der Partheno- genese von Generation zu Generation andauert, wird dieser ganze Variationszyklus durch die sexuelle Fortpflanzung bezw. die Amphimixis im Herbst mit einem Male rückgängig gemacht, d. h. aus den Ehippien kommen Tiere, die zu allen Zeiten die gleiche Postabdominalzähnen- zahl haben.

Meiner Meinung liegen nun die Dinge bezüglich des Einflusses von Parthenogenese und Amphimixis auf die Variationszyklen der Copepoden und Cladoceren kurz so. Da es erwiesen ist, daß Cladoceren durch äußere Einflüsse schon innerhalb einer Generation bedeutend modifiziert werden können, was bei Copepoden niemals oder nur in außerordentlich geringem Grade gelingt, so steht fest, daß beide Gruppen eine grundverschiedene, konstitutionelle Beeinflußbarkeit zeigen und demnach auch ungeachtet der Verschiedenheit des Fortpflanzungs- modus ein total verschiedenes variationsstatistisches Verhalten in tempo- raler Hinsicht zeigen müßten. Diesen Punkt kausal zu beleuchten haben wir früher versucht. Andererseits ist ebenso sicher, daß bei der Frage des extremen Variierens und der Möglichkeit der Akku-

¹⁾ Siehe auch meine Cyclomorphose-Arbeit und die dort zitierte Literatur, bes. A. Behning.

mulation im Laufe der Generationen die Parthenogenese erfahrungsmäßig in unserem Falle eine notwendige Bedingung ist.

Hierin ist nun eine Erklärung — wenn man eine „Erklärung“ durch etwas selbst noch Unerklärtes so bezeichnen darf — dafür gegeben, daß bei Copepoden keine akkumulative Entfernung vom Ausgangspunkt als Temporalvariation auftritt. Die schwere Beeinflußbarkeit der Copepoden überhaupt kann dadurch keineswegs, wie schon früher bemerkt, erklärt werden.

Trotz alledem wissen wir aber, daß die Copepoden (ich erinnere nur an die verschiedenen Lokalrassen der einzelnen Diaptomusarten) eine ausgeprägte und außerordentlich starke Lokalvariation zeigen. Hier sind offenbar zwei Möglichkeiten a priori gegeben, wenn sie auch gemeinsam das Resultat beeinflussen dürften. Sind auch Copepoden relativ schwer morphologisch beeinflussbar und gestattet auch Amphimixis im großen und ganzen keine Akkumulation eventl. durch äußere Faktoren induzierte Veränderungen (wenigstens zunächst nicht), so können doch auch die Copepoden in dieser Hinsicht nicht absolut starr sein und auch die Amphimixis läßt, wie wir unbedingt annehmen müssen, Akkumulation bezw. Übertragung äußerer Entwicklungsergebnisse zu, nun sind als Hauptbedingungen zahlreiche Generationsfolgen, die der Einwirkung ausgesetzt sind, und demnach längere Zeiträume unerläßlich. Fortpflanzung durch Amphimixis ist jedenfalls ein gegenüber der Parthenogenese konservativeres Moment. Bei längerer Einwirkung werden bei Copepoden so zunächst milieubedingte Standortsvarietäten hervorgehen, die, wenn sie überhaupt als durch Akkumulation von Einzelabänderungen entstanden anzunehmen sind, notwendig in gewissem Sinne erblich sein müssen. Diese Umbildungen sind also erblich im Gegensatz zu den verschiedenen Temporalvariationen der Cladoceren, die nur bei Fehlen der Amphimixis, wenigstens in den meisten Fällen, durch längere Zeit Bestand haben können und die auf zweigeschlechlichem Wege zunächst nicht übertragbar, also nicht erblich im gewöhnlichen Sinne dieses Ausdruckes sind. Wirken jedoch auch bei Cladoceren relativ konstante Faktoren längere Zeiträume, mindestens aber wohl mehrere Generationszyklen hindurch ein, so kommt es hier ebenfalls zu einer erblichen d. h. auch durch Amphimixis übertragbaren Veränderung. Die Lokalvariationen der Cladoceren sind nur insofern denen der meisten Copepoden gleichzusetzen, als sie nicht lediglich vorübergehend milieubedingt, sondern nur insofern sie erblich im Gesamtzyklus fixiert sind. Es ist in diesem Sinne, wenn der Ausdruck erlaubt ist,

gewissermaßen ein ganzer Generationszyklus von Latenz- zu Latenzzeit bei Cladoceren einer einzigen Generation bei Copepoden vergleichbar — und diese einzig vergleichbaren Größen zeigen auch ein ähnliches Verhalten äußeren Einflüssen gegenüber.

Graz, im Mai 1916.

Literaturverzeichnis.

1. Behning, A., Studien über die vergleichende Morphologie sowie über die temporale und Lokalvariation der Phyllopodenextremitäten. Int. Rev. Biol. Suppl., 1912.
2. Brehm, V. u. Zederbauer, E., Beiträge zur Planktonuntersuchung alpiner Seen. III. Beitr. Verhandl. zool. bot. Ges. Wien, 56, 1905.
3. Claus, C., Über die Wiederbelebung im Schlamm eingetrockneter Copepoden und Copepodeneier. Arb. zool. Inst. Wien, 11. Bd., 1894.
4. Ekman, S., Über die Artbildung bei Copepoden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgl. 1914.
5. Hartmann, O., Über eine lokale Variation und einen neuen Fundort des *Diaptomus taticus* Wierz. Zool. Anz. 1915.
6. — Studien über die Cyclomorphose bei Cladoceren. Arch. f. Hydrob., X, 1915.
7. — Studien über den Polymorphismus der Rotatorien. Arch. f. Hydrob., im Druck.
8. — Beitrag zur Kenntnis der Copepoden- und Cladocerenfauna Österreichs. Arch. f. Hydrob., IX, 1916.
9. Langhans, V., Faunistisch-biologische Studien an der Süßwasserfauna Istriens. „Lotos“, Prag, 1907.
10. Lauterborn, R., Der Formenkreis von *Anuraea cochlearis*, I. u. II. Teil. Verhandl. Naturhist. Med. Vereins, Heidelberg N. F., Bd. VI, VII. 1900, 1903.
11. Ostwald, Wo., Experimentelle Untersuchungen über den Saisondimorphismus bei Daphniden. Arch. f. Entwicklungsmech., 18. Bd., 1904.
12. Papanicolaou, G., Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden. Biol. Centralbl., Bd. 30, 1910.
13. Schmankewitsch, W., Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, 1877.
14. Semon, R., Die Mneme usw. Leipzig 1911.
15. Steyer, A., Planktonkunde. Leipzig 1910.
16. Weismann, A., Vorträge über Descendenztheorie. 3. Aufl., 1913.
17. — Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. Leipzig 1876—79.
18. Wolf, E., Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. u. Biol., Bd. 22, 1905.
19. — Dauereier und Ruhezustände bei Copepoden. Zool. Anz., 27, 1903.
20. Woltereck, R., Über natürliche und künstliche Varietätenbildungen bei Daphniden. Verh. deutsch. zool. Ges., 1908.
21. — Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung usw. Ebenda, 1909.
22. — Beitrag zur Analyse der Vererbung erworbener Eigenschaften. Transmutation und Präinduktion bei *Daphnia*. Ebenda, 1911.

Kleinere Mitteilungen.

Der Erhaltungsgrund der Myrmekophilie.

Von Dr. Fritz Lenz.

(Eingegangen 23. Dezember 1916.)

Während des Sommers 1916 hatte ich Gelegenheit, am westlichen Rande des großen Dachauer Moores myrmekophile Raupen zu beobachten. Ich bin dabei zu dem Schlusse gekommen, daß die bisherige Erklärung der Myrmekophilie ungenügend ist und daß ein ganz bestimmter Grund, der meines Wissens bisher nicht ausgesprochen worden ist, für die Entstehung der Myrmekophilie in Betracht kommt.

Von einer Kritik der lamarckistischen Versuche zur Erklärung der Symbiosen, bei denen man so weit gegangen ist, die Symbiose als allgemeines Prinzip dem Kampf ums Dasein an die Seite zu stellen, sehe ich ab, weil durch den Lamarckismus das Problem nur zurückgeschoben wird. Wir wollen ja gerade wissen, wie die so zweckmäßige, d. h. erhaltungsgemäße Einrichtung der Symbiose entstanden zu denken ist. Die „Zweckmäßigkeit“ bedeutet keine Lösung, sondern gerade das Problem. Die Natur als Natur muß mechanistisch verstanden werden ohne jede Berufung auf primäre Zweck-tätigkeiten, und folglich müssen alle Einrichtungen, welche der Lebens-erhaltung der Organismen dienen, unter dem Gesichtspunkt der Auslese verstanden werden. Was nun die Myrmekophilie im besonderen betrifft, so handelt es sich darum, zu zeigen, welchen Erhaltungsvorteil einerseits die Ameisen und andererseits die mit ihnen zusammenlebenden Tiere von dieser Symbiose haben. Die Ausbildung und Züchtung der der Symbiose dienenden Instinkte und Organe würde dann ohne weiteres verständlich werden.

Der Vorteil für die Ameisen liegt auf der Hand; die myrmekophilen Blattläuse, Raupen, Käferlarven usw. geben gewisse Säfte ab, die von den Ameisen genossen werden. Pflanzensäfte werden dadurch in veränderter Form den Ameisen als Nahrungsmittel zugänglich gemacht. In den extremsten Fällen von Myrmekophilie sind gewisse Käferlarven vollständig zu Haustieren der Ameisen geworden; sie werden von diesen in den Bauten gefüttert

und liefern ihren Wirten dafür eine Art von Milch. In diesen Fällen ist auch der Nutzen für die myrmekophilen Tiere ohne weiteres ersichtlich: sie genießen den Schutz des Ameisenbaues und bekommen ihre Nahrung zugetragen. Schwieriger ist aber die Erklärung jener Fälle, wo die Symbionten nicht in den Ameisenbauten, sondern außerhalb leben. Weismann hat für die Blattläuse angenommen, daß diese einen gewissen Schutz durch die bloße Anwesenheit von Ameisen bei ihren Kolonien genießen; und Spuler nimmt ähnliches für die myrmekophilen Raupen an. Das dürfte auch zum Teil gewiß zutreffen, weil die Ameisen für kleinere Tiere gefürchtete Feinde sind. Einen anschaulichen Ausdruck findet diese Tatsache z. B. in der Ameisenmimikry kleiner Tiere; so ist die Raupe von *Stauropus fugi* L. in der Jugend einer Ameise täuschend ähnlich in Gestalt und Benehmen. Der erwähnte Schutz durch die Ameisen gegen andersartige Feinde ist indessen meines Erachtens nicht der hauptsächlichste Erhaltungsgrund der Myrmekophilie, sondern ein anderer: der Schutz gegen die Ameisen selber!

Die von mir beobachteten myrmekophilen Raupen waren die der beiden Bläulinge *Lycaena bellargus* Rott. und *icarus* Rott. Besonders von der ersten Art fand ich eine große Zahl in ameisenbewohnten Rosetten des Hufeisenklee, *Hippocrepis comosa* L. Zwischen ihnen fanden sich auch Raupen von *Colias hyale* und *Thanaos tages*. Außerdem fand ich an analogen Stellen die Raupen verschiedener Zygaenen (sog. „Blutströpfchen“). Die Raupen der *Lycaena*, *Colias* und *Zygaena* weisen untereinander sehr ähnliche Zeichnungsmuster auf; sie sind meist grün mit kurzen Härchen und gelben oder braunen Punkten und Linien. Ich glaube, daß dieses übereinstimmende Muster die Ameisen veranlaßt, die Raupen zu schonen. Die Raupen der Lycaenen und Zygaenen, welche systematisch gar nicht verwandt sind, sind außerdem äußerlich von ähnlicher Gestalt, nämlich gedrungen und asselförmig mit sehr kleinem Kopf.

Welches sind nun die Feinde, die für die Raupen in Betracht kommen? Es sind Eidechsen, Vögel, Mäuse, Laufkäfer, Raubwespen, Ichneumoniden und Tachinen. Gegen alle diese Tiere gewähren jedoch die Ameisen kaum einen wesentlichen Schutz und gerade gegen die gefährlichsten, nämlich die aus dem Insektenreich, am wenigsten. Die gefährlichsten Feinde der nicht myrmekophilen Raupen aber sind eben die Ameisen; das wußte ich bereits aus vielfacher Erfahrung, und gerade in diesem Sommer wurde mir das noch besonders vor Augen geführt. Ich beobachtete auf einer sumpfigen Wiese Raupen der Perlmutterfalter *Argynnis amathusia* Esp., *aphirape* Hb. und *aglaja* L. an dem Knöterich *Polygonum bistorta* L. Diese Wiese wurde nun zum Teil künstlich entwässert und damit fielen eine große Zahl der Raupen den umwohnenden Ameisen zum Opfer. Ich konnte mehrere gerade in dem Augenblick beobachten, als sie von den Ameisen getötet und weggeschleppt wurden. Diese nicht myrmekophilen Raupen hatten vorher offenbar nur deshalb dort in Anzahl leben können, weil sie durch die Nässe vor den Ameisen geschützt gewesen waren.

Aus diesen Beobachtungen schließe ich, daß der Hauptvorteil der myrmekophilen Raupen der Schutz eben vor den Ameisen ist. Dadurch, daß sie den Ameisen gewisse Nahrungsstoffe liefern, erreichen sie es, daß sie auf deren Gebiet leben können, das ihnen andernfalls unzugänglich wäre. Gerade die *Lycaeniden* und *Zygaeniden* leben vorzugsweise auf Kalkboden, der eine reiche Kleeartenflora hat und der von Ameisen zu wimmeln pflegt. Ob auch die *Zygaenidenraupen* besondere Organe zur Besänftigung der Ameisen haben, weiß ich nicht; die *Lycaenidenraupen* aber zahlen in Form genießbarer DrüSENSÄFTE gewissermaßen einen Tribut an die wehrhaften Ameisen-völker und dürfen dafür auf deren Gebiet leben und den Klee fressen, der ihnen durch nicht myrmekophile Arten nicht streitig gemacht werden kann. Der eigentliche Erhaltungsgrund der Myrmekophilie dürfte somit der sein, daß sie die Ausnutzung jener ausgedehnten Lebensräume gestattet, die für nicht myrmekophile Arten durch die Ameisen gesperrt sind. Es handelt sich also um eine echte Symbiose mit Erhaltungsvorteil für beide Parteien.

Viele myrmekophile Raupen leben nur mit ganz bestimmten Ameisenarten zusammen. Jeder Ameisenstaat aber verteidigt sein Gebiet eifersüchtig gegen jeden andern. Man kann das beobachten, wenn man des Abends Fruchtsaft an Baumstämme streicht, um Nachschmetterlinge zu fangen; gewöhnlich kommen auch zahlreiche Ameisen, um von dem süßen Saft zu lecken. An jedem Stamm erscheint aber in der Regel nur eine Ameisenart; und kommen ausnahmsweise einmal zwei, so kann man bald einen heftigen Kampf zwischen beiden beobachten. Daraus folgt, daß jede Ameisenart die mit ihr zusammenlebenden Raupen gegen andere Ameisenarten schützt. Wie wirksam dieser Schutz ist, zeigt der Umstand, daß die zu den beobachteten Raupen gehörigen Falter in ungeheurer Zahl flogen.

Zusammenfassend möchte ich noch einmal betonen: Der hauptsächlichste Erhaltungsgrund der Myrmekophilie liegt darin, daß myrmekophile Arten die zahlreichen ameisenbewohnten Plätze und ihre Vegetation ausnutzen können, während nicht myrmekophile Arten dort wegen der Dezimierung durch die Ameisen nur schwer oder gar nicht sich halten können.

Referate.

Nathansohn, A. Saisonformen von *Agrostemma Githago* L. Jahrb. Wiss. Bot., LIII, p. 125—153, 3 Abb., 2 T., 1913.

Während *Agrostemma Githago* sonst eine einjährige Pflanze ist, nach der Aussaat gleich in die Höhe geht und zur Zeit des Sommergetreides blüht, erhielt Verf. aus Eisenberg in Thüringen eine Sippe, die bodenständige Rosetten bildet und erst später in die Höhe geht, infolgedessen auch später blüht als das Getreide. Im Herbst ausgesät, bilden beide Sorten bodenständige Rosetten, mit denen sie überwintern; im nächsten Sommer blühen sie dann beide kurze Zeit hintereinander zur Zeit des Wintergetreides. Es scheint danach, als ob die Eisenberger Sippe an das Wintergetreide angepaßt ist, während die gewöhnliche Leipziger Sippe sich beidem, Sommer- und Wintergetreide, anpassen kann.

Die Kreuzung ergab einen etwa in der Mitte stehenden Bastard, in F_2 trat Aufspaltung in alle möglichen Übergangsformen ein, so daß sich beide Sorten jedenfalls in einer ganzen Anzahl von Genen unterscheiden. Die Unterschiede liegen nicht nur in der Sommer- resp. Winterform, sondern auch im Wuchs, in der Form und Stellung der Blätter.

Verf. verfolgt die Frage nach der Entstehung dieser Formen weiter. Die Stammpflanze von *Agrostemma Githago* ist mutmaßlich *Agrostemma gracilis* Boiss. aus Palästina, nach dem Herbarexemplar des Verf.s eine Sommerform. Er nimmt nun an, daß sich aus dieser Pflanze die Sommerform unserer Kornrade, daraus durch Anpassung an unser Wintergetreide die Winterform gebildet hat.

Da die Winterform ganz entschieden schlechter angepaßt ist als die Sommerform, die ja eine solche Variationsbreite hatte, daß sie unter gewissen Bedingungen die Winterform annehmen kann, so bietet diese Vorstellung unserm Denkvermögen große Schwierigkeiten. An eine Mutation mag Verf. nicht glauben, gegen sie liegt allerdings auch das Bedenken vor, daß die beiden Rassen sich in sehr vielen Charakteren unterscheiden, die nicht als Standortsmodifikationen aufzufassen sind (sonst würden sie unter denselben Kulturbedingungen verschwinden). Verf. hilft sich daher mit einer Hypothese, die er in folgende Worte kleidet: „Der Organismus befindet sich dann in der günstigsten Verfassung, wenn die Richtung der äußeren formativen Kräfte übereinstimmt mit inneren Bildungstendenzen, d. h., wenn in ihm Gene vorhanden sind, oder sich entwickeln, die ihm dieselbe Form zu verleihen streben, welche er zwangsweise unter dem Einfluß äußerer Bedingungen annimmt.“ Ref. kann es nicht einleuchten, daß *Agrostemma* sich in der günstigsten Verfassung befunden haben soll, als sie sich dem Wintergetreide anpassen mußte, denn wie wir oben sahen, ist das ein bedeutender

Rückschritt gegen die Sommerform. Wer einmal die große Mannigfaltigkeit der Formen bei Kreuzungen von Sileneen gesehen hat, der wird als erste Bedingung vor allen Spekulationen eine genaue Analyse des Materials fordern.
G. v. Ubisch.

Schulz, A., 1915 Über eine Emmerform aus Persien und einige andere Emmerformen. Ber. dtsch. bot. Ges. 33, S. 233—242; 1 Taf.

Schulz, A., 1916. Der Emmer des alten Ägyptens. Ebenda 35, S. 697—709.

Die Gattung *Triticum* läßt sich in drei Reihen gliedern, die Einkorn, die Emmer- und die Dinkelreihe. Während in der letztgenannten nur Kulturformen bekannt sind, lassen sich als Stammformen der beiden ersten Reihen die spontanen Formen *Triticum aegilopoides* und *dicoccoides* ansehen. Beide sind in zwei Hauptvarietäten bekannt. Die des *T. dicoccoides*: die syrische var. *Kotschyana* und die persische var. *Straussiana* hat Verf. 1913 (Ber. dtsch. bot. Ges. 31) beschrieben. Ihnen schließen sich die Formen des Emmer: *T. dicoccum* an, die in der vorliegenden Arbeit zusammengestellt sind. Die morphologischen Hauptunterschiede betreffen die Bezeichnung der Hüllspelzen.

Von der var. *Straussiana* (oder einer verwandten Form) sind abzuleiten: 1. ein noch im 19. Jahrhundert in Luristan gebauter Emmer, den Koernicke zu *T. dic. farrum* (siehe unten) weist, den aber der Verf. wegen seiner, wie bei *dicoccoides Straussiana* rückwärts gebogenen Zähne hierher stellt und den er nach seinem Sammler *T. d. Hausknechtiana* nennt.

2. Die in den altägyptischen Gräbern gefundenen Emmer, die hier vom Verf. zuerst untersucht und beschrieben und (hierzu ist die zweite Arbeit zu berücksichtigen) *T. d. forma aegyptiaca* benannt werden. — Die ersten Funde gehören wohl zu dem „weißen“ Emmer der ägyptischen Literatur, andere sind dunklere Varietäten („roter Emmer“).

3. Der als „ägyptischer Spelz“ oder „ägyptischer Winterweizen“ in botanischen Gärten kultivierte *T. dicoccum tricoccum* Schübler ist überhaupt in Ägypten nie gebaut worden.

An *T. dicoccoides Kotschyana* schließen sich:

1. *T. dicoccum farrum* in zwei Varietäten: *subf. alba* und *rufa*; und, von diesem zu trennen, 2. *T. dicoccum forma serbica*, mit *subf. alba* und *rufa*, die Koernicke auch zu *farrum* stellt.

Die europäischen Emmerfunde weisen bis in die neolithische Zeit zurück, in der der Emmer das Hauptgetreide Europas gewesen zu sein scheint. In Ägypten war er neben der Gerste das Hauptkorn und ist erst im 5. Jahrhundert durch die Nacktweizen verdrängt worden. E. Schieman.

Blaringhem, L. Sur la production d'hybrides entre l'Engrain (*Triticum monococcum* L.) et différents Blés cultivés. Comptes rendus, Paris, T. 158, 1914, p. 346.

L'auteur a réussi d'obtenir plusieurs hybrides entre l'Engrain ordinaire (*Triticum monococcum* L. *vulgare* Kccc.) et des variétés de Blés des espèces *Tr. durum* Desf. et *Tr. polonicum* L., dont certains sont stériles; d'autres fertiles et stables. Autrefois Vilmorin a signalé les échecs constants des croisements réalisés avec *Tr. monococcum* L., tandis que Beyerinck annonça le succès du croisement, direct et réciproque, entre *Tr. monococcum* L. et *Tr. dicoccum* Schrank, mais les hybrides étant stériles.

Les croisements de M. Blaringhem donnaient seulement de résultat quand *Tr. monococcum* fut pris comme mère et comme père une des lignées

appartenant aux espèces *Tr. durum* et *Tr. polonicum*, qui forment à divers points de vue un groupe à part dans les froments. Tous les essais de fécondation de divers blés par le pollen de *Tr. monococcum* var. *vulgare* ont complètement échoué. Les affinités sexuelles des représentants des diverses lignées sont individuelles; tantôt la fécondation réussit, tantôt elle n'avait pas de succès. La fertilité des hybrides est très variable, dépendant des individus des lignées qui ont servi comme père et comme mère.

Les trois graines obtenus du croisement *Tr. monococcum* var. *vulgare* × *Tr. durum* var. *Macaroni* ont donné trois plantes très vigoureuses; l'une d'elles était stérile, les deux autres étant peu fertiles, ont donné dans les deux années suivantes une descendance plus fertile sans aucune disjonction et tout à fait homogène, les caractères paternels s'accroissant avec l'augmentation de la fertilité. Par l'analogie avec *Aegilops speltaeformis* de Jordan l'auteur a désigné cette double lignée par le nom d'espèce *Tr. dicoccoforme*.

Tine Tammes, Groningen.

Tschermak, E. von. Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreidegruppe. Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung 1914, Bd. II, Heft 3, S. 291—312.

Langjährige Bastardierungsversuche geben durch Möglichkeit der Kreuzungen und den Fruchtbarkeitsgrad der betreffenden Bastarde neue Aufschlüsse über die Abstammung unserer Getreide.

Weizen. Hier ging der Verf. von A. Schulz' Einteilung aus, die aber nach den Ergebnissen geändert werden muß. *Triticum monococcum* nimmt eine Sonderstellung ein — die Kreuzungen mit anderen Formen gelingen zwar, doch sind die Bastarde unfruchtbar. Als Stammform ist sehr wahrscheinlich *Triticum aegilopoides* anzusehen, doch konnten aus Mangel an Material mit diesem keine Kreuzungsversuche gemacht werden.

In der Emmerreihe sind die Bastarde, sowohl von *Tr. dicoccoides* mit *Tr. dicoccum* wie auch von *Tr. dicoccum* mit allen Weizen der Dinkelreihe mehr oder minder fruchtbar. *Tr. dicoccoides* ist die Stammform von *Tr. dicoccum*.

Die Bastarde der Nackttypen der Emmerreihe untereinander sind absolut fertil, ebenso die der Nackttypen der Dinkelreihe, auch die Bastarde der Nackttypen beider Reihen miteinander. Nach den Fruchtbarkeitsgraden ist eine Übersichtstabelle der Kreuzungen aufgestellt.

Triticum spelta scheint älter als die *vulgare*-Formen des Weizens zu sein. Bei Bastardierungen von *Tr. vulgare* mit *Tr. dicoccum*, *dicoccoides*, *durum* und *turgidum*, die alle markhaltige Halme besitzen, traten wiederholt echte Spelzformen und spelzähnliche Formen mit hohlem Halm und brüchiger Spindel auf, die konstant blieben. — Die Stammform von *Tr. spelta* ist noch unbekannt, wahrscheinlich war sie *Tr. dicoccoides* ähnlich, aber mit hohlem Halm. Verf. erscheint die Annahme von Koernicke und Schulz, daß die Nacktweizen der Dinkelreihe von *Tr. spelta* abzuleiten sind einleuchtend, denn die Bastarde aller Dinkelnacktweizen mit *Tr. spelta* sind fertil. — *Tr. polonicum* möchte der Verf. von der Dinkelreihe getrennt und in die Emmerreihe eingefügt haben, weil er nach Kreuzungen näher verwandt mit *Tr. durum* ist als mit *Tr. vulgare*. — Ein beachtenswertes Merkmal ist beim Weizen die Beschaffenheit des Stengels, ob derselbe hohl oder mit Mark gefüllt ist. Danach gehören zusammen: *Tr. vulgare*, *compactum*, *spelta* mit hohlem Stengel, *T. durum*, *polonicum*, *turgidum* mit markhaltigem Halm und *Tr. dicoccum* und *dicoccoides* mit wechselndem Markgehalt.

Die Hinzuziehung von *Aegilops ovata* und *cylindrica* als Stammform unserer Weizen erscheint unrichtig. Die Kreuzungen derselben mit *Triticum*-formen glücken allerdings, ebenso wie mit *Secale*, doch sind die Bastarde steril. Die serologischen Arbeiten Zades, sowie die Arbeiten Wawiloffs über Resistenz resp. Anfälligkeit der verschiedenen Weizenformen gegen Rost und Mehltau führten zu den gleichen Resultaten wie den hier angegebenen.

Roggen. Die wilden Roggenformen sind mit den Kulturformen leicht zu kreuzen und geben fruchtbare Bastarde, deshalb ist unser heutiger Roggen wohl sicher von *Secale montanum* abzuleiten.

Gerste. Die Gerste möchte der Verf. in zwei große Reihen: 1. *Hordeum distichum* L. und 2. *Hordeum polystichum* Doell. teilen. Jede Reihe zerfällt in zwei Gruppen: 1. in *Hord. distichum nutans* Schübl. und *Hord. distichum erectum* Schübl.; 2. in *Hord. vulgare* L. oder *Hord. tetrastichum* (Koernicke) und *Hord. hexastichum* L. Es scheint nötig neben *Hordeum spontaneum* noch andere Stammformen anzunehmen, denn 1. geben alle Kreuzungen zweizeiliger Formen untereinander oder mit *H. spontaneum* niemals vielzeilige Formen und auch niemals solche mit gelegentlich fruchtbaren Seitenährchen, 2. besteht eine engere Beziehung zwischen *H. distichum nutans* und *H. tetrastichum*, zwischen *H. distichum erectum* und *H. hexastichum parallelum* und zwischen *H. distichum Zeocrithum* und *H. hexastichum pyramidatum*, 3. sind sämtliche Intermediärformen der zweizeiligen Gerste mit fruchtbaren Seitenährchen heterozygotisch und niemals konstant.

Wenn als Faktoren angenommen werden: A für Zweizeiligkeit, dominierend über B und C, B als Faktor für Vierzeiligkeit, dominierend über C und C als Faktor für Sechszeiligkeit, so ergibt sich nach Kreuzungsergebnissen von vierzeiligen (aBC) Gersten mit *H. spontaneum*, bei denen nie sechszeilige Pflanzen auftraten, für diese die Formel ABC. Es muß deshalb noch eine sechszeilige Gerste (abC) als zweite Stammform angenommen werden, die kurzährig, breit, nutierend, pyramidatum war. Aus der Kreuzung dieser beiden Stammformen wären als Neukombinationen hervorgegangen: vierzeilig kurze und vierzeilig lange Gersten, sowie zweizeilig kurze und sechszeilig lange. Wahrscheinlich steht *H. hexastichum pyramidatum* dieser unbekannten Stammform am nächsten.

Hafer. Hier konnte für den Rispen- und Fahnenhafer bestimmt *Avena fatua* als Stammform erkannt werden. Verf. beobachtete auch an Nachkommen verschiedener Kulturhaferkreuzungen, bei denen nirgends Herkunft eines Elter aus Wildhafer nachweisbar war, einzelne Körner mit Wildhafertypus, die ausgesät absolut konstant blieben und sich bei Bastardierungen wie reiner *Av. fatua* verhielten. Verf. erklärt dieses Vorkommen durch Annahme „der Assoziation von in der Kulturform dissoziiert vorhandenen Wildformfaktoren“. — *Av. fatua* hat so charakteristische Merkmale, daß bei den Bastardierungen mit Kulturhafern die Vererbung derselben außerordentlich klar zu sehen ist. Die Spaltungsverhältnisse sind hier sehr interessant:

F_1 = intermediär.

F_2 = Wildform : intermediär : Kulturform = 4 : 9 : 3.

F_3 a) der Wildform = konstant.

b) der Kulturform = 2 Pflanzen spaltend in Kultur- und Wildform 3 : 1.
1 Pflanze konstant.

c) der Intermediärform = 4 Pflanzen spalten wie F_2 .

2 „ in Intermediär- und Wildform 3 : 1.

2 „ in Intermediär- und Kulturform 3 : 1.

1 Pflanze bleibt konstant intermediär.

Dieses Vorkommen von konstant bleibenden Intermediärformen ist einwandfrei nachgewiesen. Hierdurch erklärt sich, daß in Schweden, wo kein Wildhafer vorkommt, doch Wildhafermerkmale in Kulturformen auftreten. Das ist also keine Mutation, sondern Folge in früheren Bastardierungen.

Verf. wünscht diese Untersuchungen nur als Anfang phylogenetischer Studien aufgefaßt zu sehen, da noch viel mehr Material erforderlich ist, um absolute Sicherheit zu gewinnen — es sollte nur erst mal gezeigt werden, daß der eingeschlagene Weg Bedeutung verspricht. Endlich schließt sich der Verf. der Ansicht anderer Forscher an, daß die Entstehung der Kulturformen aus Wildformen nicht allmählich, sondern sprunghaft vor sich gegangen ist — vielleicht durch Mutationen, die durch Kulturbedingungen ausgelöst wurden und durch wiederholte Bastardierungen.

Die Mutationen denkt Verf. sich entstanden durch plötzliches Auftreten von Faktorendissoziation oder -assoziation, wodurch die Annahme von Neuaufreten oder Wegfallen von Faktoren unnötig wäre. v. Graevenitz.

Heukels, H. Die Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre.

Rec. d. Trav. Bot. Néerl., Vol. XII, 1915, S. 278—339.

Diese Abhandlung enthält Berechnungen über die genotypische Zusammensetzung der Nachkommenschaft in mehreren Generationen für verschiedene bei einer Population von Pflanzen möglichen Fälle. Sowohl der Fall, daß nur Selbstbefruchtung, als auch derjenige, daß Selbst- und Kreuzbefruchtung stattfindet, wird behandelt. Dabei geht Verf. aus von der Annahme, daß der Unterschied in der genotypischen Zusammensetzung von den Individuen der Population ein oder mehrere Gene beträgt. Auch wird die aus der Literatur bekannte Erscheinung, daß Heterozygoten kräftiger sind als Homozygoten, in Bezug genommen. Tine Tammes, Groningen.

East, E. M. The phenomenon of self sterility. Am. Nat. 1913, Vol. 49, p. 77—87.

Die Arbeiten auf dem Gebiet der Inzucht von Morgan, Adkins und Fuchs mit *Ciona intestinalis*, Jost, Correns und Compton auf botanischer Seite und die von diesen Forschern aufgestellten Hypothesen werden diskutiert. Verf. ist auf Grund eigener Arbeiten mit *Nicotiana* zu einer neuen Erklärung gekommen.

Selbstbestäubte und fremdbestäubte Fruchtknoten wurden untersucht. In beiden Fällen fanden sich normal entwickelte Pollenschläuche, die bei den selbstbestäubten Blüten ca. 3 Millimeter in 24 Stunden in den Griffel vordrangen. Sie würden so endlich die Eizelle erreicht haben, doch das Maximum der Blütezeit war 11 Tage und die Pollenschläuche hatten meist beim Absterben der Blüte noch nicht den halben Weg zurückgelegt. In den fremdbestäubten Fruchtknoten wuchsen die Pollenschläuche anfangs mit derselben Geschwindigkeit, die sich aber immer mehr steigerte, so daß sie nach spätestens vier Tagen die Eizelle erreichten. — Verf. lehnt sich an die Hypothese der „Individualstoffe“ von Jost an und stellt die Hypothese auf, daß diese Individualstoffe in Gestalt fein differenzierter Enzyme im Pollenkorn vorhanden sind. Die Enzyme fremder Pflanzen wirken auslösend auf Reizstoffe im Fruchtknoten, die das Wachstum des Pollenschlauches anregen. Das Enzym des eignen Pollenkornes oder das nah verwandter Pflanzen ist den Stoffen des Fruchtknotens gleich oder zu ähnlich, um eine Wirkung aus-

üben zu können. Bei den fremdbestäubten Fruchtknoten war ein Unterschied im Wachstum der einzelnen Pollenschläuche zu beobachten. Handelt es sich hier nur um Zufall, oder ist mit dem Grade der Heterozygotie der beiden Teile auch ein Unterschied in der Wirkung und Aussonderung der beiden Stoffe verbunden? In letzterem Falle könnte man von einer selektiven Befruchtung sprechen, wenn hingegen jede Heterozygotie die gleiche Wirkung hätte, wäre die Befruchtung dem Zufall überlassen. Verf. neigt mehr zu letzterer Ansicht, weil Blüten derselben Pflanze mit verschiedenem fremden Pollen bestäubt, keinen Unterschied im Befruchtungsverhältnis aufwiesen und die Farbenunterschiede im erwarteten Verhältnis auftraten.

In den angeführten *Nicotiana*-Versuchen wurde F_3 und F_4 durch Geschwisterkreuzung gewonnen und in beiden Fällen war eine konstante Zunahme der Fremdsterilität zu bemerken. Verf. erwartet dies nach der Theorie, daß der kleinste zygotische Unterschied der Keimzellen genau so wirkt wie der größte. Durch fortgesetzte Geschwisterkreuzung wird die Homozygotie automatisch gesteigert; dadurch soll die Fremdsterilität zunehmen, wie es sich in den Versuchen zeigte. Zum Schluß greift der Verf. auf die Arbeiten mit *Ciona intestinalis* zurück und sagt, daß, wenn man die eben ausgeführte Hypothese auch auf Tiere anwenden wolle, man in Betracht ziehen müsse, daß die äußersten tierischen Eihüllen in ihren Funktionen event. zygotischen Charakter haben könnten.

v. Graevenitz.

Heribert-Nilsson, 1916. Populationsanalysen und Erbliehkeitsversuche über die Selbststerilität, Selbstfertilität und Sterilität bei dem Roggen.
Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, Bd. IV, H. I, S. 1—44.

Eine vollkommene Isolierung ist bei Roggen nur möglich durch Pergaminütten oder Glasröhren. Pergamin war für den Verf. ungünstig, da das Versuchsfeld in der Nähe der Küste zu sehr dem Winde ausgesetzt war, so daß die Hüllen zerrissen. Darum ist die Isolierung mit Reagenzröhren, die unten mit Watte verschlossen wurden, vorgenommen. Ein großer Nachteil dieser Methode besteht darin, daß die in den Röhren durch Transpiration der Ähren sich ansammelnde Feuchtigkeit nicht entweichen kann und eine für Pilze ungemein günstige Atmosphäre schafft. Die Grannen wurden auch von solchen befallen, doch bei Abnahme der Gläser nach 14 Tagen zeigte es sich, daß die Spelzen nicht beschädigt waren, also der Versuch nicht beeinträchtigt wurde. Es ist zu berücksichtigen, daß die Narben des Roggen oft noch nach 8 Tagen vollkommen empfängnisfähig sind, also die Isolierung nicht zu früh aufgegeben werden darf.

Bei den Populationsanalysen sollte das Fertilitätsprozent der betreffenden Sorte festgestellt werden. Wenn schon bei Pergaminisolierung eine bedeutende Herabsetzung dieser Verhältnisse eintrat, so war dies bei Glasisolierung noch beträchtlicher. Als ungefähres Fertilitätsprozent bei Roggen überhaupt gibt Verf. nach seinen Untersuchungen an: 7 % bei räumlicher Isolierung, 4 % bei Pergamin- und 1 % bei Glasisolierung. Tabellen geben genaue Einsicht in diese Untersuchungen.

Wie erwähnt wird, haben fast alle Forscher, die auf diesem Gebiet arbeiteten, einzelne Pflanzen in den Populationen gefunden, die auffallend viele Körner angesetzt hatten. Hier setzen die Erbliehkeitsversuche des Verf. ein, um die Frage zu ergründen, ob es sich dabei um extreme Modifikationen oder um erblich konstante Typen handelt. Zu diesem Zweck werden Nachkommen von selbststerilen und von selbstfertilen Pflanzen gezogen.

Bei „selbsterilen Rassen“ schwankt das Fertilitätsprozent zwischen 0—5 % und wurde bei 2 Individuen glatt vererbt, indem eine Pflanze 1,9 % zeigte und ihre Nachkommen durchschnittlich 1,3 %. Die andere Pflanze 1,3 %, die Nachkommen 1,2 %.

„Extreme Plusmodifikation selbststeriler Rassen“. Eine Mutterpflanze hatte das hohe Fertilitätsprozent 14,8. 5 untersuchte Nachkommen waren extrem selbststeril, 2 davon hatten kein einziges Korn angesetzt. Also zeigte die Nachkommenschaft, daß es sich bei der Mutterpflanze nur um die extreme Plusmodifikation einer genotypisch selbststerilen Pflanze handelte, und zwar hatte nur eine von den 4 Ähren den Ansatz von 20 Körnern bei 56 Blüten, während die anderen Ähren bei fast gleicher Blütenzahl nur 1—4 Körner angesetzt hatten.

„Halbfertile Rassen“ nennt Verf. Populationen, deren Fertilitätsprozent nur an der Plusgrenze liegt. Die Untersuchung der Nachkommen spricht dafür, daß es sich um erbliche Selbstfertilität handelt, doch ist dies erst einwandfrei an „selbstfertilen und hochfertilen Rassen“ festgestellt. In dieser Gruppe wurden 4 Pflanzen und ihre Nachkommen untersucht. Bei jeder Generation zeigte sich ein stärkerer Einfluß der Isolierung in der Ausbildung der Körner, der Keimkraft und der Vitalität der Pflanzen, der auch bei freier Befruchtung nicht mehr verschwand. Der Körnerertrag blieb unbeeinträchtigt.

I. Von einer stark selbststerilen Pflanze, die einer Eliteauslese von Petkuser Roggen entstammte, wurde nur ein Korn erhalten, das eine stark selbstfertile Pflanze ergab, die auch in allen Nachkommen stark selbstfertil blieb.

II. Die Ausgangspflanze (Brattingsborgsroggen) war wiederum stark selbstfertil, von den Nachkommen 3 selbststeril, 1 hoch selbstfertil im Verhältnis 1,6—0 % Körner: 43,1 %. Verf. sieht die Ausgangspflanze als selbststerile Heterozygote an, die nach dem Monohybridenschema mit Dominanz für Selbststerilität spaltet. Damit erklärt es sich, daß Fertilität gleich beim Auftreten konstant ist, wie auch hier aus dieser selbstfertilen Pflanze nur fertile Nachkommen hervorgingen.

III. Zeigt dieselben Verhältnisse wie I.

IV. Diese Pflanze ist derselben Abstammung wie III, aus einer Individualauslese 2. Ordnung von Petkuser Roggen, aber nicht verwandt mit I. Die Mutterpflanze hatte das Fertilitätsprozent 2,4, eine der Tochterpflanzen war ganz, 3 hochgradig selbststeril und eine selbstfertil mit 49,1 %. Wieder eine Spaltung wie bei II.

Verf. diskutiert an Hand dieser Ergebnisse das Problem der Homozygotie des Roggens und hebt hervor, daß es sich hier um zwei prinzipiell verschiedene Dinge handelt — um die Wirkung aufgezwungener Selbstbefruchtung einer allogamen Pflanze und um die Wirkung genotypischer Homozygotie und Heterozygotie. Diese Punkte sind bei den bisherigen Untersuchungen nicht klargestellt. Auch hält Verf. die Versuche von Rümker und Leidner nicht für überzeugend, daß beim Roggen durch Kreuzung zweier Rassen Ertragssteigerung eintreten muß und Homozygotie schädigend wirkt. Eine Bastardierung Brattingsborg und Petkuser Roggen des Verf. zeigte, daß die Bastardpopulation (also erhöhte Heterozygotie) hinter der Ertragsfähigkeit der Eltern zurückstehen kann.

Die Wirkung des Grades und der Art der Heterozygotie muß streng auseinander gehalten werden. Beim Roggen sowohl wie bei autogamen Getreidearten sieht Verf. die genotypische Beschaffenheit als das Entschei-

dende an. Beim Hafer z. B. wurde vom Verf. gefunden, daß eine Bastardpopulation zweier Linien die Eltern im Ertrag übertraf. Nun erscheint es aber widersinnig, daß eine autogame Pflanze durch Heterozygotie ertragreicher werden soll und ebenso ist es unberechtigt, wenn die Art der Heterozygotie diese Steigerung bedingt, die Heterozygotie an sich als Ursache dafür anzusehen.

Verf. beantwortet durch seine Versuche eine Frage, die auf der Versammlung der Gesellschaft für deutsche Pflanzenzucht in Breslau 1912 gestellt wurde. Sie zeigen, daß der Roggen sich bei fortgesetzter Selbstbestäubung ebenso verhält wie der Mais, daß die Pflanzen Kümmerlinge werden, die Körner schrumpfen und die Keimkraft sehr vermindert wird. Es ist aber nicht zu sagen, ob dies in aufgezwungener Autogamie oder in größerer Homozygotie seinen Grund hat. Verf. erscheint ersteres wahrscheinlicher.

„Schartigkeit“, also vollständige Sterilität des Roggens wurde an Pflanzen in mehreren feldmäßigen Anbauten beobachtet, konnte aber noch nicht zahlenmäßig festgestellt werden, darum ist über die Erblichkeitsverhältnisse nichts zu sagen. Es fehlt auch noch die Untersuchung, welcher Teil des Genitalapparates hier der versagende ist. v. Graevenitz.

Vries, Hugo de. 1915. *Oenothera gigas nanella*, a mendelian mutant.
Bot. Gazette 60, S. 337—345.

Vries, Hugo de. 1915. Über amphikline Bastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 33, S. 461—468.

Vries, Hugo de. 1915. The coefficient of mutation in *Oenothera biennis*.
Bot. Gazette 59, S. 169—196.

In den beiden ersterwähnten Abhandlungen berichtet der Verfasser über *nanella*-Kreuzungen. Für die Kreuzung *gigas* × *gigas nanella* nimmt er Mendelspaltung an, denn F_1 ist konstant (*gigas*) und F_2 spaltet in *gigas* und *gigas nanella*. Zwar sind die Zahlenverhältnisse nicht gut, weil die *nanella*-Klasse zu klein ist, aber dies führt der Verfasser auf die schwächere Konstitution des *nanella*-Typus zurück. Die Kreuzung *Lamarckiana* × *nanella* spaltet schon in F_1 auf in Zahlenverhältnissen, die sehr unregelmäßig sind, indem von 0 bis fast 100% Zwerge hervorgehen. Diese Schwankungen führt de Vries auf äußere Faktoren zurück. Während das *nanella*-Prozent in einjährigen Kulturen 1—50% ist (Mittelzahl 22%), wird es bei zweijähriger Kultur 40—90% (Mittelzahl 65%). Gegen diese Resultate kann aber eingewandt werden, daß die erstgenannten Versuche während der Jahre 1897—1898 und zwar mit vielen Pflanzen ausgeführt wurden, die letzteren 1914 mit nur 3 Pflanzen. Sie sind also kaum vergleichbar, denn einerseits können genotypische Differenzen des Materials mitgespielt haben, andererseits sind die Kulturbedingungen für *nanella* während der letzten Jahre viel günstiger gemacht worden (durch Phosphatdüngung herabgesetztes Befallen von Bakterien). - Mit zwei Versuchsserien will de Vries gezeigt haben, daß frühes Auspflanzen sowohl als starkes Begießen nach dem Auspflanzen den Prozentsatz der Zwerge erhöht. Die gefundenen Zahlenprocente sind aber hier so schwankend und die Anzahl der untersuchten Individuen so gering, daß diese Schlüsse kaum berechtigt erscheinen. Ein interessantes Experiment, das eine konsequentere Durchführung schon früher ausgeführter ähnlicher Versuche ist, hat der Verfasser gemacht, um zu zeigen, daß die Witterungsverhältnisse und die Vitalität der Pflanze auf die Spaltungszahlen

einwirken. Bei drei *Lamarckiana*-Pflanzen wurde vom 12. Juli bis 16. August jeden dritten Tag eine Blüte mit *nanella* bestäubt, so daß auf diese Weise einesukzessive Reihe von Bastardsamen aus kräftigeren bis schwächeren Früchten erhalten wurde. Das Wetter war während des ersten Drittels der Versuchszeit sonnig und warm, später aber regnerisch und kühl. In den Nachkommenschaften der früh bestäubten Blüten war der Prozentsatz an *nanella* 20—40% höher als in denen der späteren Blüten. Da genotypische Differenzen ausgeschlossen sind, meint de Vries, daß das Wetter während der Reduktionsteilung, Synapsis und Befruchtung den prozentischen Gehalt der Zwerge beeinflusst.

In der dritten der oben erwähnten Abhandlungen wird das Mutationsprozent der *O. biennis* besprochen. Um dies festzustellen, hat de Vries 8500 Individuen der Art gezogen. Er erhielt 8 *nanella*-, 4 *semigigas*- und 27 *sulfurea*-Formen, was 0,1, 0,05 und 0,3% der Gesamtzahl der Pflanzen beträgt. Für *O. Lamarckiana* sind die entsprechenden Prozentzahlen für *nanella* und *semigigas* (*sulfurea* geht aus *Lamarckiana* nicht hervor) 1—2 und 0,3%, also zehn resp. sechsmal größer. Auch einige Kreuzungen werden besprochen. *O. biennis nanella* × *biennis* gibt in F_1 nur Zwerge, die rezipoke Kreuzung nur *biennis*. Die Kreuzung *O. Lamarckiana* × *biennis nanella* ergibt ganz dieselbe intermediäre Form wie *Lamarckiana* × *biennis*. *O. biennis semigigas* × *biennis* spaltet in F_1 in zwei Formen, eine, die *biennis* ganz ähnlich ist und wie diese 14 Chromosomen hat (*semigigas* hat 21), und eine, die mit keiner anderen der de Vriesschen Formen übereinstimmte, aber 15 Chromosomen wie die *lata*-Form hatte.

Heribert-Nilsson.

Collins, G. N. and Kempton, J. H. Inheritance of endosperm texture in sweet × waxy hybrids of maize. The American Naturalist, XLVIII, p. 584—594, 1914.

Die Verf. haben Kreuzungen angestellt zwischen Maisrassen mit süßem und wachsigem Endosperm und als direktes Kreuzungsprodukt Körner mit hornigem Endosperm erhalten. Die Körner der F_1 -Generation zeigten Aufspaltung in 9 hornig : 4 süß : 3 wachsig. Zuckermais wird danach durch den Faktor S bedingt, Wachsmals durch X, während beide Faktoren zusammen Hornmais ergeben. Die doppelrezessive Kombination *ssxx* ergibt ebenfalls Zuckermais.

Diese Annahme wird an den F_3 -Körnern der F_2 -Pflanzen geprüft durch Selbstbestäubungen und Kreuzungen und mit drei Ausnahmen, die hier besonders behandelt werden sollen, bestätigt gefunden. Einmal tritt unter Zuckermais bei Selbstbestäubung unter 17 selbstbestäubten Kolben ein wachsiges Korn auf. Da es auch andere Farbe hat, als alle anderen, handelt es sich wohl um einen Bestäubungsfehler. Der zweite Fall ist folgender: die durch Selbstbestäubung von zwei hornigen Körnern erhaltenen Kolben bestanden ganz aus Zuckermais. Nach obigem dürfen aber nur folgende Aufspaltungen auftreten: 1 alle Körner hornig; 2. 3 hornig : 1 süß; 3. 3 hornig : 1 wachsig; 4. 9 hornig : 4 süß : 3 wachsig. Der Unterschied in der hornigen und süßen Beschaffenheit liegt zwar im Stärkegehalt des Endoperms, die Klassifikation geschieht aber nach dem Aussehen der Körner: die des Zuckermais sind runzelig, die hornigen dagegen glatt. Es ist nun möglich, daß das Aussehen nicht immer mit den Faktoren parallel geht. In der Ähre, aus der beide Körner stammten, waren zuviel hornige Körner im Verhältnis zu den süßen gezählt worden, nämlich 387 : 106 statt 370 : 123. Es sind also

vielleicht Körner, die süß waren, als hornig gezählt worden, diese hatten dann nur süße Nachkommen, da süß rezessiv.

Dritter Fall: Unter den hornigen Körnern, die eine Aufspaltung in hornig und süß zeigten, trat einmal das Verhältnis 230 : 19 auf, also nicht 3 : 1 sondern etwa 15 : 1. Auch die Farbe der Körner zeigt hier statt des bei zwei Faktoren für Farbe zu erwartenden Verhältnisses 9 : 7 226 : 23, also ebenfalls 15 : 1. Die obige Erklärung der falschen Klassifikation dürfte danach nicht anwendbar sein.

Bei den Spaltungen in alle drei Kategorien schließlich sind auffallend zu viel wachsige, für $n = 3141$ sind die Zahlen für hornig : süß : wachsig = 1800 : 681 : 660 statt $1767 + 27,8 : 785 + 24,3 : 589 + 21,8$.

Alles in allem scheinen die Abweichungen Ref. zu groß, um sie als Versuchsfehler zu erklären. Emerson erwähnt in seiner Arbeit über anormale Endospermentwicklung bei Mais (diese Zschr. XIV, p. 248) die vereinzelt auftretenden falschen Körner und meint, daß man geneigt sei, sie für Versuchsfehler zu halten. Bei den „halb und halb“ Körnern, von denen East unter 60000 Körnern 6, Collins unter 100000 8 gefunden habe, würde man das zweifellos auch denken, wenn da nicht diese Erklärung vollkommen versagte. Man muß daher vielleicht doch mit einer solchen Erklärung vorsichtig sein und die fraglichen Pflanzen einer genauen Analyse unterziehen.

G. v. Ubisch.

Correns, C., 1915. Über eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der *Mirabilis Jalapa*. Jahrb. f. wiss. Bot. 56, S. 585.

Mit dem Namen Sordago bezeichnet Verf. eine Blattkrankheit von *Mirabilis Jalapa*, welche scheinbar unabhängig von den Rassencharakteren der Art vorkommt. Die von dieser Krankheit befallenen Blätter sind auf der Oberseite fein hellbraun gefleckt oder gesprenkelt. Die jungen erkrankten Pflanzen pflegen kleiner und leichter als die gesunden zu sein.

Bei anatomischer Untersuchung ergibt sich, daß an den erkrankten Stellen verschiedenartige Zellveränderungen der Palisadenschicht vor sich gegangen sind, die sich entwicklungsgeschichtlich ungefähr folgendermaßen darstellen lassen. „Die Fleckenbildung beginnt damit, daß einzelne Palisaden oder ganze Gruppen von solchen absterben. Die angrenzenden Palisaden wölben sich vor und drücken die abgestorbenen mehr oder weniger zusammen, zerren sie auch auseinander, — wobei die Interzellularen aber teilweise erhalten bleiben. Während der Absterbeprozess neue Zellen ergreift und andere neue anschwellen, können die älteren angeschwollenen selbst absterben und zusammengedrückt werden. Dann sinkt das abgestorbene Gewebe zusammen oder wird von auswachsenden und sich teilenden Zellen der Sammelschicht und der Gefäßbündelscheiden zusammengedrückt. Schließlich kann das Abgestorbene mit der auch zugrunde gehenden Epidermis teilweise abgestoßen werden.“

Diese merkwürdige Krankheitserscheinung erweist sich nun, wie Verf. in umfangreichen Versuchen dargetan hat, streng erblich und folgt bei Bastardierung mit der typisch grünen Rasse sowohl wie mit *variegata chlorina* usw. dem einfachen Mendelschen Schema.

Die Ätiologie dieser Erkrankung blieb unbekannt, doch ist eine Infektiösität wegen der Mendelschen Vererbung nach Kreuzung kaum anzunehmen, wenn anders man nicht die Disposition bei dauernder Anwesenheit des infi-

zierenden Organismus als vererbend betrachtet. Da man aber von einem Erreger nie etwas hat finden können und diese Auffassung auch sonst unwahrscheinlich ist, neigt Verf. eher dazu, in Sordago eine auf Stoffwechselstörungen beruhende Erkrankung, etwa wie Diabetes. Polyurie usw. des Menschen zu sehen, was allerdings im Pflanzenreich ein Novum ist.

Schließlich sieht Verf., ähnlich wie in *Campanula Medium calycanthema* in der Vererbung von Sordago einen starken Gegenbeweis gegen die Presence-Absencehypothese, da der Sordagocharakter rezessiv ist und es widersinnig wäre, ihn als frühere Entwicklungsstufe zum Typus des Normalen aufzufassen. Er kommt auf Grund dessen zu dem Satze: „Will man an der Deszendenztheorie festhalten, so gibt es also Fälle, die der Presence- und Absencehypothese direkt widersprechen; will man an der Presence- und Absencehypothese festhalten, so mag man die Deszendenzlehre ruhig ganz aufgeben.“

E. Lehmann.

Wacker, H., 1916. Einiges über Kartoffelzüchtung. Ztschr. f. Pflanzenzüchtung, Bd. IV, H. 3, S. 264—302.

Bei den Kartoffelzüchtungen der K. Saatzuchtanstalt in Hohenheim war, wie der Verf. in diesem Bericht darüber selbst sagt, das Hauptbestreben praktische Züchtungsergebnisse zu erzielen, auf die wissenschaftliche Seite der Vererbungsfragen wurde nicht eingegangen. Es handelt sich um die Heranzucht der Sämlinge von nicht künstlich befruchteten und von künstlich befruchteten Pflanzen, deren Knollen dann mehrere Jahre weiter gezogen und beobachtet wurden.

Wie anzunehmen war, ergaben die nicht künstlich befruchteten — also wahrscheinlich mit eigenen oder Geschwisterpollen bestäubten — Samen kein günstiges Resultat. Von Jahr zu Jahr gingen die Pflanzen im Ertrage und in der Güte der Knollen zurück, so daß alle kassiert wurden und man von einer Weiterführung dieser Versuche absah.

Im Gegensatz dazu stehen die bastardierten Pflanzen, die auch in den weiteren Generationen reichere Erträge als die Eltern bringen und gesunder und kräftiger sind. Diese Bastardierungsversuche wurden mit Kartoffelsorten gemacht, die in Württemberg besonders beliebt und bewährt sind: Unterländer Wurstkartoffel, Blochinger, Industrie, Switez und Münchinger.

Die Nachkommen der bastardierten wie der nicht bastardierten Sämlinge wiesen eine große Mannigfaltigkeit der Merkmale auf, auch in bezug auf Krankheitserscheinungen, was ja dem absolut unreinen Ausgangsmaterial, wie wir es in unseren Kartoffelsorten haben, entspricht.

v. Graevenitz.

Vavilov, N. J. Immunity to fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics, exemplified in cereals. Journal of Genetics, Vol. IV, Nr. 1, 1914, S. 49—65.

Das Vorliegende ist ein Auszug der ausführlichen mit Tafeln versehenen Arbeit, die der Verfasser in russischer und deutscher Sprache in „Arbeiten der Versuchstation für Pflanzenzüchtung am Moskauer landw. Institut“, 1. Folge, 1913 gebracht hat. Die Tatsache, daß es neben parasitischen Pilzen, die auf verschiedene Wirtspflanzen übergehen, auch solche gibt, die an eine bestimmte Gattung oder selbst Art gebunden sind, wird von Vavilov bei Getreide in der Systematik verwertet und zu Studien über die Verwandt-

schaft der Arten benutzt. Genauere Mitteilungen werden in der Arbeit über die Ergebnisse bei Weizen und bei Hafer gemacht."

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Getreidearten wurden in letzter Zeit von Zade auf Grund der Serumiagnostik und von v. Tschermak auf Grund der Ergebnisse der Bastardierung — Möglichkeit der Ausführung der Bastardierung, Grad der Fruchtbarkeit der Bastardnachkommen — in einer Weise dargestellt, die von früheren Ansichten abweicht, aber mit der Darstellung weitgehend übereinstimmt, die Vavilow auf Grund der Infektionsversuche mit parasitischen Pilzen gibt. Referent hat für Weizen in der folgenden Übersicht den Ergebnissen Vavilovs auch jene der beiden anderen Forscher angereiht.

Vavilov:	v. Tschermak:	Zade:
<i>T. monococcum</i> L. Immun gegen Braun- und Gelbrost.	<i>T. monococcum.</i>	<i>T. monococcum.</i>
<i>T. compactum</i> Host. <i>T. vulgare</i> Vill. Beide gleiches Verhalten gegenüber Meltau und Braunrost.	<i>T. compactum.</i> <i>T. vulgare.</i> <i>T. spelta.</i>	<i>T. compactum.</i> <i>T. vulgare.</i> <i>T. spelta.</i>
<i>T. polonicum</i> L. <i>T. turgidum</i> L. <i>T. durum</i> L. Alle drei gleiches Ver- halten gegen Braun- u. Gelbrost u. Meltau.	<i>T. polonicum.</i> <i>T. turgidum.</i> <i>T. durum.</i> <i>T. dicoccum.</i>	<i>T. polonicum.</i> <i>T. turgidum.</i> <i>T. durum.</i> <i>T. dicoccum.</i>
<i>T. dicoccum</i> Schr. Mit Formen, die sehr empfindlich, und sol- chen, die sehr wider- standsfähig gegen Meltau und Braun- rost sind.	Nach Vavilov, dem nur die Arbeit Zades vorlag, hat dieser die große Viel- förmigkeit von <i>T. dicoccum</i> nicht in Be- tracht gezogen, so daß er zu etwas anderen Schlüssen in der Weizengenealogie kommt als Verfasser.	

Bei Hafer lassen sich die Ergebnisse, so wie bei Weizen, in einer Weise verarbeiten, die ein Bild der Systematik dieser Gattung gibt, wie es heute als geltend betrachtet wird.

Die physiologische Prüfung durch Pilzinfektion — wie sie vorher schon Klebahn mit *Melampsora* vorgenommen hat — läßt in manchen Fällen auch feinere Unterscheidungen innerhalb der einer Art angehörigen Formenkreise zu und ihr Ergebnis wird dann bei genauer Untersuchung oft auch durch das Auffinden morphologischer Unterscheidungsmerkmale bestätigt. So wurde bei *T. vulgare* eine Form „persischer Weizen“ gefunden, die — unterscheidend von allen übrigen Weizenformen von *T. vulg.* — ganz widerstandsfähig gegen *Erysiphe graminis* war. Bei dieser Form wurden aber auch morphologische unterscheidende Merkmale festgestellt: Erfüllung des Halmes mit Mark, haarige Halmknoten, Grannen auch bei jenen Spelzen, die keine Geschlechtsteile umschließen und es gelang weiter auch die Bestäubung dieser Form mit anderen Formen von *T. sativum* sehr schwer. Bei *Hordeum*

distich. var. *nudum* L. wurde bei einer Form geringe Empfänglichkeit gegen *Puccinia simplex* Eriks. beobachtet und es wurde dann auch ermittelt, daß die Form auch morphologisch durch schwächere Entwicklung der seitlichen Ährchen gekennzeichnet ist und zu *H. d.* var. *nudideficiens* Kcke. zu rechnen ist. In einer Fußnote wird erwähnt, daß Weizen und Gerste bei geschlossenen Spelzen abblühen, das stimmt bei Weizen nur bei seltenen Ausnahmen und bei Gerste, so allgemein hingestellt, nur für zweizeilige aufrechte und sechszeilige.
C. Fruwirth.

Gard, Méd. Sur un hybride des *Fucus ceranoides* L. et *F. vesiculosus* L.
Comptes rendus, T. 160, 1915, p. 323.

En 1910 l'auteur a décrit d'hybrides de *Fucus ceranoides* et de *F. platycarpus* observés à Mamizan et à Cap Breton (Landes). Dans cette note est signalé l'existence d'hybrides de *F. ceranoides* et *F. vesiculosus*, dans cette dernière et dans d'autres stations encore. Les hybrides offraient des caractères intermédiaires et étaient évidemment unisexués, tandis que le *F. ceranoides* était unisexué dans quelques stations, hermaphrodite et unisexué dans une autre.
Tine Tammes, Groningen.

Gregory, R. P. On variegation in *Primula sinensis*. Journ. of Genetics, Vol. IV, 1914/15, p. 305, with two plates.

In the F_2 from a cross between two normal green races of *Primula sinensis* appeared among 160 plants one of which showed variegated leaves. This plant selfed gave an offspring consisting of green, variegated and yellow plants. The yellow-leaved plants differed from the normal green type in having smaller chloroplasts, which were of a pale yellowish green colour. Notwithstanding the lack of normal chloroplasts it was possible to raise a few plants of this pale-coloured type to maturity. The coloured parts of the variegated plants consisted of a patchwork of cells of two kinds, containing respectively bright green and pale-coloured chloroplasts. Near the boundary between patches of normal and chlorotic tissue and in very young leaves however were found cells, which contained side by side the two kinds of chloroplasts. This observation is of importance for the knowledge of the functions of cytoplasm and nucleus, because it affords support for the view, that the abnormality in the chlorotic plastids is localized in the chloroplasts themselves and is not a function of the cytoplasm as a whole.

The normal green plants gave on offspring containing only normal green individuals, the progeny of the variegated plants consisted again of normal green, yellow and variegated plants, in various proportions however.

The green and the yellow plants may be explained as originating from egg-cells formed in the pure green or pure yellow patches of tissue, which occur in the variegated mother-plant.

The variegated offspring must be supposed to have their origin from egg-cells, which are endowed as their formation with a mixture of plastids of different kinds. As Baur has pointed out, there will occur by the cell-division a gradual sorting out of the different kinds of plastids into different daughter-cells and the adult tissues will be a mosaic of cells.

The extracted yellow-leaved plants were used, both as male and as female parents, in crosses with normal green plants. When the yellow-leaved plant was used as the male parent, both the F_1 and the succeeding generations consisted entirely of normal green plants. When on the other

hand the yellow-leaved plant was the female parent the F_1 was yellow. The F_2 was not yet obtained. Variegated plants were never produced by matings between green and yellow plants.

These observations showed that the characters green and yellow were transmitted from parent to offspring through the egg-cell only.

In connexion with his results the author discusses the observations made by Correns on *Mirabilis Jalapa albomaculata*. In the case of *Primula sinensis* all phenomena are explained by the hypothesis that the character of the yellow colour of the plastids is inherent in the plastid itself and that from the male cell the nucleus alone passes to egg-cell, this later only containing the plastids.

Tine Tammes, Groningen.

Bateson, W. and Pellew, Caroline. On the genetics of „rogues“ among culinary peas (*Pisum sativum*). Journ. of Genetics, Vol. V, 1915, p. 13, with 6 plates.

The authors describe in this paper some of the facts they have established by their investigation on the genetic relations of the rogues to the typical varieties of *Pisum sativum*, from which they come. The term „rogue“ is applied to all plants found in a crop differing in any way from the standard type of the variety. The researches were made with the varieties Ne Plus Ultra, Early Giant and Duke of Albany. The rogues that were studied, differed in various points from the type: 1. in the foliar parts: the stipules, leaflets and petals being comparatively small and narrow; 2. in the shape of the pods, being curved upwards along the dorsal suture; 3. in some characters of the seeds. The experiences made during several years showed that the rogues are neither introduced by mixture nor by crossing, but that thoroughly typical plants do occasionally throw rogues. Crosses between types and rogues have, with rare exceptions, always given rogues and all the rogues, whether derived from typical plants or by crossing, had offspring exclusively rogues. Besides the rogues having all the characters enumerated above, the offspring of the typical plants, especially of the variety Early Giant, showed intermediate forms of several kinds. Generally these intermediates had the curved pods of the rogues combined with the stipules and leaflets not markedly different from those of the types. Their offspring were mixed families of various compositions.

The described facts being evidently unlike anything of ordinary Mendelian inheritance the authors discuss various hypotheses which might probably explain the phenomena. As the types can throw rogues, but the rogues cannot throw types, it seems clear that the types contain something which the rogues do not contain and the authors are inclined to think that type-elements must be lost in some somatic stage. This can also explain that rogues, which came as the immediate offspring of types were in their juvenile condition type-like, whereas rogues offspring of rogues never passed through such a stage. As the F_1 from type and rogue consisted only of rogues and these rogues were in their young stages almost type-like, the type-elements received by the F_1 -plants from the type-parent are probably by some process of somatic segregation prevented from reaching the germ-cells of the cross-bred plants.

The investigations here mentioned are still in progress and the authors will give further details in a later communication.

Tine Tammes, Groningen.

Baart de la Faille, C. J. Statistische Onderzoekingen bij *Senecio vulgaris* L. Diss. Groningen, 1914, 123 S.

Verf. wünschte eine Übersicht zu gewinnen über die fluktuierende Variabilität möglichst vieler Merkmale einer und derselben Spezies, und zwar durch Vergleichung der Koeffizienten für Variationsgrad ($V = \frac{Q}{\text{Med}}$) und Schiefheit, wofür ein neuer einfacher Ausdruck $Sq = \frac{Q_2 - Q_1}{Q}$ gewählt wird.

Die aus den Variationsreihen berechneten Variationsziffern sind nicht ohne weiteres untereinander vergleichbar. Es gibt ja individuelle und partielle Variationsursachen, und unter den letzteren ist wieder zu unterscheiden zwischen „gesetzmäßiger Stellungsvariation“ (O. Schüëpp) und zufälligen Fluktuationen, welche diese mehr oder weniger stören. Verf. möchte sich auf die individuelle Variation beschränken, und versucht bei solchen Merkmalen, wo auch partielle Ursachen im Spiel sind, deren Anteil an der gesamten Variation zu bestimmen. — Bei zwei- und dreidimensionalen Merkmalen braucht man die Variationsziffern „pro Dimension“, und Verf. findet, daß man, wenigstens bei gleichförmigen Objekten, einen sehr geringen Fehler macht, indem man die gefundenen Koeffizienten durch die Zahl der Dimensionen dividiert.

Die Messungen wurden ausgeführt an etwa 300 wildgewachsenen Exemplaren von *Senecio vulgaris* L., an einer Population also, jedoch wohl nur einer Subspezies zuzurechnen. Es wurden Variationsreihen erhalten für 109 Merkmale auf möglichst verschiedenen Gebieten und 15 „relative“ Merkmale (Indices usw.); außerdem 22 Reihen für partielle Fluktuationen. Einige Organisationsmerkmale, wie die Anzahl der Kronenzipfel, variierten in diesem Material nicht.

Im allgemeinen fand Verf. bestätigt, daß „generative“ Teile weniger variieren als vegetative. Ob biologisch wichtige Merkmale wenig variabel sind, wagt Verf. nicht als Regel zu behaupten, obwohl einige Fälle zugunsten dieser Meinung sprechen. Merkmale der äußeren Körperform scheinen größere Variabilität zu besitzen als anatomische. Relative Merkmale variieren verhältnismäßig wenig und sind also systematisch wertvoll.

Alle Kurven sind eingipfelig, nur die Zahl der langen Brakteen schwankt zwischen den Fibonaccizahlen 13 und 21, und die Zahl der Blüten im Köpfchen zeigt eine Andeutung einiger nicht auf Fibonaccizahlen fallenden Gipfel. — Die Form der Variantenverteilung zeigt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle (111 auf 145) positive Schiefheit. Eine von Frl. T. Tammes aufgestellte Regel fand sich ohne Ausnahme bestätigt, daß nämlich bei Anhäufung der Variante, nahe an der Minusgrenze des Variationsgebietes positive Schiefheit auftritt und umgekehrt. — Theoretisches über Kurventypen und insbesondere über die „logarithmische“ Kurve findet man auf S. 22—37, ausführlicher aber in der folgenden Arbeit. C. J. Baart de la Faille.

Baart de la Faille, C. J. On the Logarithmic Frequency Curve and its Biological Importance. Rec. Trav. Bot. Néerl., XII, 1915, S. 349—368.

Bei der Analyse empirischer Kurven wird stets a priori ein bestimmter theoretischer Kurventypus gewählt. Im Gegensatz zu Pearson, welcher nur auf die Vollkommenheit der mathematischen Übereinstimmung Gewicht legt, zieht Verf. Kurventypen mit biologischer Bedeutung vor, wie die Kapteyn-

schen, wo ja aus der analytischen Formel direkt ein Ausdruck für die Wirkung der Variationsursachen in einem gegebenen Falle gewonnen wird. Der einfachste Fall solcher Wirkung, wenn nämlich der Zuwachs eines Organs direkt proportional der schon erreichten Größe ist, führt zu einer logarithmischen Variantenverteilung. Verf. behandelt nun diese logarithmische Kurve als einen speziellen Fall der Kapteynschen und zeigt, wie dieser Fall zu erkennen ist und wie einfach er sich hantieren läßt. Unter den Variationsreihen für seine Dissertation hatte er einzelne mit größeren Zahlen (mehrere Messungen pro Pflanze). Das erste Beispiel betraf die Länge von 2750 Spitzenzellen von Pappushaaren. Hier trifft, sogar im Vergleich mit wenigen speziellen Kurven, die logarithmische im ganzen Verlauf am besten zu. Als zweites Beispiel wird behandelt die Länge von 3685 kurzen Brakteen. Die Kurve ist hier nicht rein logarithmisch; sie hat einen Schwanz an der Plusseite, verursacht durch das Vorkommen von Übergangsblättchen mit größerer Länge. Die Kapteynsche Methode reicht nur für homogenes Material aus und bedurfte hier also einer Ausbreitung. Verf. konnte zeigen, daß in dem Gebiet, wo nur normale Blättchen vorkommen (etwa 90 % des ganzen Materials), die Verteilung außerordentlich schön logarithmisch ist. — Er vermutet, daß dieser Typus weit allgemeiner verbreitet ist, als man bisher gemeint hat.

C. J. Baart de la Faille.

Federley, Harry. Chromosomenstudien an Mischlingen.

I. Die Chromosomenkonjugation bei der Gametogenese von *Smerinthus populi* var. *austauti* × *populi*. Ein Beitrag zur Frage der Chromosomenindividualität und der Gametenreinheit. Öfversigt af Finska Vetensk. Soc. Förhandl. Bd. 57. Afd. A, No. 26, 36 pp., 5 Fig., 1915.

II. Die Spermatogenese des Bastards *Dicranura erminea* ♀ × *D. vinula* ♂. Ebenda, No. 30, 26 pp., 10 Fig., 1915.

III. Die Spermatogenese des Bastards *Chaerocampa porcellus* ♀ × *elpenor* ♂. Ebenda, Bd. 58, Afd. A, No. 12, 17 pp., 4 Fig., 1916.

Die Frage, ob bei der Bildung der Sexualzellen gewisser steriler Bastarde unter Umständen eine Chromosomenbindung in den Prophasen der heterotypen Mitose ausbleiben könne, ist seinerzeit zuerst von der „spekulativen Cytologie“ gestellt worden. Ref. und andere zeigten dann freilich, daß im allgemeinen derartiges nicht zutrifft und die sichtbaren Störungen, welche zum Taubwerden der Geschlechtszellen führen, erst später einsetzen. Dem-

Chromosomen-

Eltern			
♀		♂	
<i>Pygaera anahoreta</i>	30	<i>Pygaera curtula</i>	29
<i>Smerinthus populi</i>	28	<i>Smerinthus ocellata</i>	27
<i>Smerinthus ocellata</i>	27	<i>Dilina tiliae</i>	29
<i>Pygaera pigra</i>	23	<i>Pygaera curtula</i>	29
<i>Pygaera curtula</i>	29	<i>Pygaera pigra</i>	23
<i>Dicranura erminea</i>	28	<i>Dicranura vinula</i>	21
<i>Smerinthus ocellata</i>	27	<i>Smerinthus ocellata</i> var. <i>planus</i>	27
<i>Smerinthus populi</i> var. <i>austauti</i>	28 (?)	<i>Smerinthus populi</i>	28

gegenüber hatte Verf. schon früher bei gewissen Schmetterlingen (*Pygaera*) ausgeführt, daß Fälle existieren, in denen jede Bindung väterlicher und mütterlicher Chromosomen ausbleiben könne und Frau Haase-Bessell hat ja neuerdings in dieser Zeitschrift das gleiche zum erstenmal für einen pflanzlichen sterilen Bastard (*Digitalis lutea-purpurea*) nachgewiesen.

Daß freilich ein Teil der Chromosomen „kopulieren“ kann, ein anderer Teil ungepaart bleibt, ist von Bastarden auch sonst schon bekannt. Ref. möchte da in erster Linie an die von Haase-Bessell und Verf. nicht erwähnten Untersuchungen von Farmer und Miß Digby (Ann. of bot. vol. 24, 1910) erinnern. Und Verf. findet jetzt selbst bei Schmetterlingen instruktive Belege dafür. Ihm schwebte zunächst der Gedanke vor, daß die Bindung desto seltener zustande kommen solle, je ferner sich die Eltern des Bastards systematisch ständen. Die Ergebnisse der beiden ersten Mitteilungen fügten sich auch diesem Schema ganz gut und es sei Ref. erlaubt, die instruktive Tabelle (s. S. 62 u. 63 unten) aus der III. Mitteilung hier reproduzieren zu dürfen, aus der eine derartige Gesetzmäßigkeit hervorgehen sollte.

Der Bastard *Chaerocampa porcellus* × *elpenor*, „der sicherlich als Speziesbastard, möglicherweise sogar als Gattungsbastard, aufzufassen ist“, dürfte nun demzufolge fast gar keine Bindungen der Chromosomen zeigen, aber der Regel zum Trotz war die Reduktionsteilung ganz normal und genau wie bei völlig fertilen Hybriden. Mit anderen Worten, diese „Ausnahme“ zeigt uns, daß eine so allgemeine Gesetzmäßigkeit, wie Verf. sie sich dachte, nicht existiert. Das ist aber genau das Resultat, zu dem seinerzeit Ref. bei pflanzlichen Hybriden gekommen war.

Ferner hat Ref. an anderem Orte darauf hingewiesen, daß bei parthenogenetischen resp. apogamen Pflanzen nicht nur für die Reifungsteilung des Embryosacks, sondern auch die des Pollens Angaben vorliegen, wonach die normale Chromosomenbindung ausbleibt, und hier ist doch an zu große Verschiedenheit der väterlichen und mütterlichen Chromosomen nicht zu denken.

So interessant also auch die cytologischen Angaben des Verf. sind, Ref. kann darin nur Spezialfälle einer allgemeineren uns noch unbekannten Gesetzmäßigkeit erblicken.

Ref. möchte auch noch besonders die Schwierigkeiten der Chromosomen-deutung würdigen, die zuweilen bestehen können.

Verf. weist in seiner II. Mitteilung auf eine solche näher hin. Diese besteht darin, daß zwei oder mehr Chromosomen verklumpen, „chromatolytisch“ zusammenfließen können, und dadurch kann eine paarweise An-

zahlen der	Mischlinge		Anzahl der konjugierten Chromo- somenpaare
	♀	♂	
<i>Pygaera anachoreta</i> × <i>curtula</i>		56—59	0—3
<i>Smerinthus populi</i> × <i>ocellata</i>		50—55	0—5
<i>Smerinthus ocellata</i> × <i>Dilina tiliae</i>		—47?	—?
<i>Pygaera pigra</i> × <i>curtula</i>		46—51	1—6
<i>Pygaera curtula</i> × <i>pigra</i>		—47	—5
<i>Dicranura erminea</i> × <i>vinula</i>		29—45	4—20
<i>Smerinthus ocellata</i> × <i>ocellata</i> var. <i>planus</i>		36—49	5—18
<i>Smerinthus populi</i> var. <i>austauti</i> × <i>populi</i>	28—29(?)	28—32	23—28

näherung vorgetäuscht werden, die tatsächlich nicht vorhanden ist. Solche pathologischen Bilder sind ja allen den Cytologen nur zu bekannt, die über Geschlechtszellbildung bei Bastarden gearbeitet haben. Und Ref. möchte auf die Diskussion des Verf. hier ausdrücklich hinweisen, der leider nur zoologische Daten hierbei erörtert.

Schließlich sei noch kurz auf einige allgemeinere Gesichtspunkte eingegangen, die Verf. bei der Frage nach der Chromosomen-Individualität und der Gametenreinheit erörtert. Aus der Tatsache, daß der Grad der Chromosomenpaarung innerhalb der Zellen eines und desselben Individuums wechseln kann, möchte Verf. den Schluß ziehen, daß die Chromosomen dann eben ihre „Eigenschaften“ verändert haben, denn sonst müßte die Koppelung überall ganz die gleiche sein. Dadurch wird in den einzelnen Gameten die Chromosomenzahl verschieden ausfallen und es werden, wie Verf. ausführt, schließlich so „ganz und gar neue Chromosomenkombinationen zustande“ kommen können. Wäre nun eine F_2 -Generation vorhanden, so würden hier die Eigenschaften der Einzelindividuen nicht nur durch die regelmäßig vorkommende Mendelspaltung, sondern daneben noch durch die wechselnde Zahl der Chromosomen bedingt sein. Hier erscheint jedenfalls ein Weg, bei günstigem Material interessante Beziehungen zwischen Cytologie und exakter Erblichkeitsforschung aufzudecken.

Und berührt wird auch dabei die Frage nach der Gametenreinheit. Ganz abgesehen von der zurzeit noch unbewiesenen „Chiasmotypie“ und der dadurch hervorgerufenen direkten Beeinflussung der Chromosomen, werden hier deshalb nicht alle Gameten rein sein können, weil gepaarte typisch „gespaltene“ und ungepaarte nebeneinander liegen.

Also die Mendelsche Vererbung braucht nicht den einzigen existierenden Vererbungsmodus darzustellen. Eine „Multiformität“ kann auch außerdem auf andere Weise zustande kommen. Das Studium der nächsten Generation müßte dann den prinzipiellen Unterschied aufdecken.

Diese Erwägungen, so wenig tatsächlich realen Boden sie vielleicht für manchen noch haben mögen, sind auch für Botaniker in bezug auf das *Oenothera*-, *Draba*-, *Rubus*-, *Veronica*-Problem nach den Feststellungen von de Vries, Rosen, Lidforss und Lehmann von hohem Interesse. G. Tischler.

Die Erblichkeit des sporadischen Kropfes.

Von Hermann Wr. Siemens.

(Eingegangen 7. August 1916.)

Während ich damit beschäftigt war, einen von mir zusammengestellten Kropfstammbaum zu überprüfen, wurde ich mit der Arbeit von Riebold¹⁾ bekannt, so daß ich nun meine Ausführungen denen Riebolds anschließen möchte.

Riebold behauptet, daß der Kropf erblich sei. Seine Darstellung scheint mir jedoch in keiner Weise überzeugend. Ich möchte deshalb erst kurz auf die Lücken in seiner Beweisführung eingehen, um dann zu zeigen, wie man auf einem andern Wege zu Ergebnissen kommen kann, die Riebolds Ausführungen — wenn auch nur teilweise und in modifizierter Form — ergänzen und stützen.

1.

Zwei Fragen sind es, die wir zu beantworten haben:

1. ist der Kropf erblich?
2. nach welchem Modus wird er vererbt?

Die erste Frage, die uns vorläufig die wichtigste scheint, beantwortet Riebold recht kurz: Da die Struma bei Weibern häufiger gefunden werde als bei Männern, müßten „alle jene Erklärungsversuche, die die Ätiologie der Struma auf exogene Ursachen zurückführen wollen, fallen“. Wir glauben nicht, daß dieses Argument jemanden überzeugen wird. Erstens könnte ja der geschlechtsbestimmende Faktor die Manifestation des Kropfes beim Manne hemmen, so daß bei Männern stärkere auslösende Ursachen nötig wären, um die Struma zu erzeugen, als bei

¹⁾ Riebold, Dr. Georg, Die Erblichkeit der Struma. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. XIV, Heft 1, 1915.

Weibern. Vor allem aber sind auch die exogenen Momente, die auf beide Geschlechter einwirken, durchaus nicht gleich, zumal ja auch die physiologischen Induktionen, die von den Geschlechtsfunktionen ausgehen, als auslösende Momente genotypisch angelegter Eigenschaften in Betracht kommen. Nun steht aber gerade die Thyreoidea mit dem Geschlechtsleben in einem so innigen — wenn auch dunklen — Zusammenhange, daß man sehr wohl die größere Häufigkeit der Struma bei Weibern aus der Tatsache erklären kann, daß bei ihnen das Geschlechtsleben viel gewaltsamer den gesamten Körper beeinflußt als bei Männern, die nur verhältnismäßig wenig davon berührt werden. Seit langem ist ja bekannt, daß gerade die Schwangerschaft, die Menstruation und selbst die Defloration nicht selten eine, wenn auch nur vorübergehende, Anschwellung der Thyreoidea, eine Struma hyperaemica, zu Wege bringen. Das noch heute in manchen südlichen Ländern übliche Verfahren, der jungen Frau vor und nach der Hochzeitsnacht den Hals zu messen, greift bis ins Altertum zurück; die Alten glaubten sogar an eine Art Sympathie zwischen der Thyreoidea und den Geschlechtsorganen. Goethe hält in seinen Venetianischen Epigrammen die leichte Anschwellung der Schilddrüse für ein Zeichen der Konzeption; und nach Ewald ist es in Kropfgegenden eine bekannte Erscheinung, daß sich mit dem schwangeren Leib auch der Hals rundet. Als Kuriosum sei noch erwähnt, daß Meckel die Thyreoidea für eine Wiederholung des Uterus am Halse ansah.

Es bestehen also beim Weibe besonders innige Zusammenhänge zwischen den Geschlechtsfunktionen und der Thyreoidea, so daß man das häufigere Auftreten des Kropfes bei Frauen ungezwungen allein dadurch erklären könnte, daß das infektiöse kropferzeugende Agens beim Weibe häufiger Gelegenheit hat zu haften, als beim Manne. Die erhöhte Kropfdisposition des Weibes kann also eine rein phänotypische sein. Für die Erbllichkeit des Kropfes beweist sie gar nichts.

Nun ist es aber auch noch fraglich, ob wirklich das weibliche Geschlecht häufiger von Kropf befallen wird als das männliche. Die Untersuchungen in Kropfgegenden haben zum mindesten ergeben, daß die Disposition der einzelnen Altersstufen wesentlicher ist als die der Geschlechter. Am stärksten befallen sind die Kinder, bei denen die Kropfhäufigkeit mit dem Alter zunimmt, um bei Knaben im 14., bei Mädchen im 17. Lebensjahre den Höhepunkt zu erreichen. Bis zur Zeit der Pubertät sind nach Klinger, Dieterle und Hirschfeld beide Geschlechter fast gleich stark ergriffen: nach der Pubertät nimmt dann

die Kropfhäufigkeit bei beiden Geschlechtern bedeutend ab, bei Männern aber stärker als bei Weibern. Die Annahme einer beide Geschlechter in gleicher Weise treffenden Noxe, die durch die besonderen Verhältnisse des weiblichen Geschlechtslebens Gelegenheit zu weiterer Ausbreitung erhält, könnte also die in höherem Alter verschiedene Kropfhäufigkeit der Geschlechter vollauf erklären.

Riebold benutzt aber zum Nachweis der Erbllichkeit des Kropfes noch drei andere Kriterien: 1. familiäres Auftreten, 2. das Fehlen einer bekannten äußeren Reizursache, 3. den Nachweis, daß die Affektion in ihrem Auftreten den Mendelschen Regeln folgt.

Daß familiäres Auftreten allein zur Annahme der Erbllichkeit nicht genügt, ist gewiß. Gerade Infektionskrankheiten — und dazu soll die Struma ja gehören — treten außerordentlich häufig familiär auf; ich erinnere nur an die Tuberkulose. Das familiäre Auftreten spricht also nicht nur nicht gegen die Existenz eines kropferzeugenden Mikroorganismus, es spricht noch nicht einmal für eine verschieden große Empfänglichkeit der gesunden und der kranken Familien, da das Kontagium eben nur in manchen Familien vorhanden zu sein braucht.

Auch das Fehlen einer bekannten äußeren Reizursache kann nicht als Kriterium für die Erbllichkeit des Kropfes verwendet werden. Es hat doch schließlich auch für die Malaria, den Typhus, die Tuberkulose Zeiten gegeben, in denen uns eine „äußere Reizursache“ unbekannt war. Und wer steht uns dafür, daß wir nicht eines Tages den kropferzeugenden Mikroparasiten entdecken! Allerdings liegen gerade beim Kropf die Verhältnisse verschieden, je nachdem er endemisch oder sporadisch auftritt. Darauf werden wir noch ausführlich zurückkommen.

Ebensowenig wird man die Tatsache, daß eine Affektion in ihrem Auftreten den Mendelschen Regeln folgt, als einen zwingenden Beweis der Erbllichkeit anerkennen können, wenigstens nicht bei einem so beschränkten Material. Selbst die Mendelschen Zahlenverhältnisse können ja, wie schon Johannsen bemerkt, bei einer kleinen Individuenzahl vorgetäuscht werden. Skepsis ist also auch bei diesem Erbllichkeitskriterium entschieden geboten, zumal durch Baur gezeigt wurde, daß auch Infektionskrankheiten (die infektiöse Chlorose der Malvaceen u. a.) den Anschein des Mendelns erwecken können.

Keines der von Riebold angeführten Kriterien für die Erbllichkeit des Kropfes kann demnach als beweiskräftig angesehen werden, und auch alle Kriterien zusammen betrachtet werden noch nicht genügen, um den Widerspruch des Lesers zum Schweigen zu bringen. Denn ein-

dringlicher als alle Überlegungen reden die bekannten Tatsachen von der eigentümlichen Art, in der Kropf und Kretinismus auftreten, Tatsachen, die den Gedanken der Erbllichkeit nicht recht aufkommen lassen.

Es kann an dieser Stelle nicht meine Aufgabe sein, das Problem der Ätiologie des Kropfes eingehend zu erörtern. Die hauptsächlichsten Tatsachen, die gegen eine allgemeine Erbllichkeit des Kropfes sprechen, müssen jedoch kurz Erwähnung finden.

Gegen die Erbllichkeit des Kropfes spricht vor allen Dingen sein endemisches Auftreten. Diesen Einwand glaubte Riebold schon im voraus durch den Hinweis zu entkräften, daß auch bei zweifellos genotypisch bedingten Krankheiten, z. B. der Hämophilie, endemisches Auftreten vorkommt. Die Erklärung hierfür, nämlich die mehr oder weniger große Inzucht¹⁾ kranker Familien in einsamen, vom Verkehr abgeschnittenen Orten, kann jedoch für die Strumose nicht in Anschlag gebracht werden. Denn die Bezirke, in denen der Kropf endemisch auftritt, sind über die ganze bewohnte Erdoberfläche zerstreut, so daß diese Krankheit an unzähligen getrennten Stellen gleichzeitig als neue Mutation hätte entstehen müssen. Dazu kommt noch der wichtige Umstand, daß überall gebirgige Formationen in ganz auffälliger Weise bevorzugt werden, und daß eine Tendenz zur Auflösung der Endemiebezirke durch die Abwanderung erbkranker Individuen nicht zu beobachten ist, daß im Gegenteil die Kropfgebiete „meist scharf gegen die Nachbarschaft abgegrenzt“ sind (Ewald).

Noch schärfer spricht gegen die endogene Ursache des Kropfes, daß er da, wo er endemisch ist, nicht nur beim Menschen sondern auch bei Tieren angetroffen wird. So sind von v. Wagner kretinistische Hunde aus den Kropfgegenden von Steiermark beschrieben, und nach v. Cyon findet man in den kropfdurchseuchten Gegenden der Schweiz nur selten Kaninchen mit normaler Schilddrüse. Auch bei Pferden, Ziegen, Schweinen, Katzen, Ratten, ja selbst bei Fischen sind in solchen Gegenden Vergrößerungen der Schilddrüse beobachtet worden. Will man den Kropf für eine genotypisch bedingte Eigenschaft halten, so müßte man also zum mindesten die Annahme machen, daß die Endemiegegenden einen idiokinetischen Faktor (Lenz) enthalten, der bei den verschiedensten Lebewesen in gleicher Weise die erbliche Anlage zum

¹⁾ Da die Hämophilie durch Inzucht wahrscheinlich nicht gesteigert werden kann (Lenz), so kommt bei ihr allein die Ausbreitung einer erbkranken Familie über ein begrenztes Gebiet in Betracht.

Kropf hervorruft. Durch solche Annahme eines geographisch streng begrenzten idiokinetischen Faktors von so eigenartiger Wirkung würde aber das Problem der Ätiologie des Kropfes nur immer dunkler.

Zudem würden wir selbst mit solcher Annahme nicht auskommen. Es gelingt nämlich, bei Tieren in Kropfgegenden durch Verfütterung des dortigen Wassers den Kropf experimentell hervorzurufen; das kropferzeugende Agens hat es also offenbar nicht nötig, den Weg erst über das Idioplasma zu nehmen. Derartige Experimente gelangen oft ungewollt, denn es ist eine gut bestätigte Tatsache, daß sich in Kropfgegenden leicht Strumen bei frisch zugereisten Personen entwickeln; diese Strumen gehen öfters entweder schon nach längerem Aufenthalt in dem betreffenden Kropfgebiet oder, sobald die Befallenen die Gegend wieder verlassen, spontan zurück. Dasselbe ist bei Tieren beobachtet. Ebenso ist es sichergestellt, daß kröpfige Menschen und Tiere, die aus einem Kropfdistrikt kommen und sich längere Zeit in einer endemiefreien Gegend aufhalten, zuweilen ihre Struma gänzlich oder teilweise verlieren. Ein Massenexperiment dieser Art ist — wie Ewald anführt — in Rußland mit den Truppen in Kokan (Turkestan) mit bestem Erfolge ausgeführt worden. Auch Schittenhelm und Weichardt führen Fälle an, bei denen die kropffreien Vorfahren in die Kropfgegenden eingewandert sind, und wo nun eine teilweise bis zum Befallensein sämtlicher Familienmitglieder gehende Verseuchung festgestellt werden konnte (s. u.).

Ebenso scharf spricht gegen einen entscheidenden Einfluß der Erbllichkeit beim Kropf die Tatsache, daß die Intensität der Erkrankung in ein und derselben Gegend beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. Schon Ewald führt dafür Beispiele an. Die Endemie hat sich innerhalb kurzer Zeit in Gegenden verbreitet, in denen sie vorher nicht anzutreffen war; andererseits ist an vielen Orten das Zurückgehen der Endemie — selbst ohne Änderung der Wasserversorgung — beobachtet. Sogar soziale Verhältnisse sollen von Einfluß sein. So behauptet Ewald, daß in Freiburg i. B. der Kretinismus nach sozialer Hebung der davon stark befallenen niederen Bevölkerungsschichten, besonders nach Besserung der Wohnungsverhältnisse, rasch verschwunden sei. Nach verschiedenen Autoren sind auch Witterungseinflüsse, besonders nasses und kaltes Wetter, für die Ausbreitung der Endemie von Bedeutung.

Daß schließlich der Kropf auch zeitweilig in Form richtiger Epidemien in Garnisonen, Kasernen, Pensionaten und dergl. auftritt, sei nur beiläufig erwähnt. Eine solche Epidemie, die 1819 in Silberberg in

Schlesien bei Soldaten beobachtet wurde, hat durch Regimentsarzt Hancke eine klassische Schilderung erfahren.

Wir sehen also, daß die Annahme der Erblichkeit des Kropfes eine Fülle eigentümlicher, für das Auftreten dieser Krankheit charakteristischer Tatsachen nicht zu erklären vermag. Vor allem spielen lokale, geographische Faktoren bei der Verbreitung der Struma eine so hervorragende Rolle, daß man nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse ohne die Annahme eines pathogenen Mikroorganismus, „der nur auf einem bestimmten Nährboden und auch hier nicht zu allen Zeiten gleichmäßig wächst“ (Ewald), wohl nicht auskommt. Zu der Annahme einer Infektion stimmt das überwiegende Befallensein der Schulkinder sehr gut; dieselbe Erscheinung ist von Robert Koch bei der Malaria beschrieben. Auch für die Tuberkulose wird ja angenommen, daß die chronische Infektion meist schon die kindlichen Individuen befällt und dann im Laufe der Entwicklung je nach der Widerstandsfähigkeit zurückgedrängt wird oder die Oberhand gewinnt; sogar für die Blinddarm-entzündung ist dieser Krankheitsverlauf von Aschoff behauptet worden. Schließlich muß noch erwähnt werden, daß von Chagas eine im brasilianischen Bergland endemische, mit Schilddrüsenvergrößerung einhergehende Erkrankung beschrieben ist, die durch ein Trypanosoma (*Tr. minanense* Chagas oder *Schizotrypanum* *Cruzi*) hervorgerufen wird, die klinisch und epidemiologisch entschiedene Analogien zum Kropf darbietet, und die auch zu Entwicklungshemmungen (Zurückbleiben der Intelligenz und des Körperwachstums) und kretinoiden Folgezuständen (Myxödem und Infantilismus) führen kann.

Auf welchem Infektionsweg das den Kropf erzeugende *Contagium vivum* in den menschlichen Körper gelangt, ist allerdings noch völlig unbekannt. Nachdem man lange an die Infektiosität des Wassers geglaubt hat, scheint jetzt diese Annahme wieder zugunsten einer Kontakttheorie verlassen zu werden. Für Übertragung durch Kontakt spricht die Tatsache, daß in Kropforten einzelne Häuser und einzelne Familien oft besonders stark befallen sind, und daß es Klinger, Dieterle und Hirschfeld gelang, bei Ratten in Kropfegenden Kropf zu erzeugen, trotzdem dieselben mit Wasser aus endemiefreier Gegend getränkt wurden. Dennoch kann offenbar auch das Wasser den pathogenen Organismus beherbergen; dafür sprechen nicht nur die bei Fischen gefundenen Kröpfe, sondern auch die experimentellen Ergebnisse von Klinger, Dieterle und Hirschfeld, nach denen in endemiefreier Gegend mit Wasser aus Kropfbrunnen gefütterte Ratten teilweise an Kropf erkrankten.

Wir sehen aus alledem, daß der Rieboldschen Annahme einer allgemeinen Erbllichkeit des Kropfes recht zahlreiche Bedenken entgegenstehen. Die eigentümliche Art, in der der Kropf endemisch auftritt, läßt sich vorläufig ohne die Hypothese eines infektiösen Agens nicht erklären. Dieser Kropferreger steht durchgehend in strenger Abhängigkeit von lokalen Verhältnissen; er ist „außerordentlich scharf auf Wasser von bestimmten Eigenschaften eingestellt“ (Schittenhelm und Weichardt) und er besitzt offenbar vielen Einflüssen gegenüber eine große Empfindlichkeit; anders würden die sonderbaren Schwankungen der Endemieintensität und die oft scharfe Abgrenzung der Endemiebezirke von den endemiefreien Bezirken nicht verständlich sein. Umso mehr muß es uns wundernehmen, daß auch in endemiefreien Gegenden, in denen doch — wie man meinen sollte — dieser empfindliche Erreger nicht bestehen kann, Kröpfe beobachtet werden. Schon Ewald schrieb, daß es „ein Unding ist, daß eine Erkrankung, deren eigenstes Wesen in der Zugehörigkeit zu einer bestimmten Lokalität liegt, ‚sporadisch‘ auftreten soll“. Dies bringt uns auf den Gedanken, daß der Unterschied zwischen der Struma, jenachdem sie endemisch oder sporadisch auftritt, vielleicht viel größer ist, als man gemeinhin annimmt.

Daß der endemische und der sporadische Kretinismus nicht ein und dieselbe Erkrankung sind, wird schon lange anerkannt. Der echte Kretinismus wird ausschließlich in Kropfgegenden gefunden; beim sporadischen Kretinismus handelt es sich eigentlich nur um ein infantiles Myxödem. Während echte Kretins oft Kröpfe zeigen, fehlt dem sporadischen Kretin die Thyreoidea stets. Dieses Fehlen der Schilddrüse ist es eben, was den sporadischen „Kretins“ einen eigentümlichen, dem Kretinismus ähnelnden Charakter aufdrückt, „aber es macht sie nicht zu wahren Kretins“ (Ewald); denn Zwergwuchs mit Myxödem und Idiotie ist noch kein Kretinismus. So kann es nicht wundernehmen, daß sich der echte Kretin von dem sogenannten sporadischen Kretin, d. h. also von dem myxödematösen Kinde in vielen Punkten unterscheidet. Besonders besteht ein durchgreifender Unterschied im Knochenwachstum: einerseits der rasche Aufbrauch der Knorpelmatrix (prämatüre Synostose) beim Kretin, andererseits die Verzögerung der Ossifikation (Offenbleiben der Fontanelle) beim „sporadischen Kretin“. Auch der Verlauf beider Krankheiten ist sehr verschieden. Der echte Kretinismus wird nach einer gewissen Zeit stationär und geht oft mit langer Lebensdauer einher, während der sporadische Kretinismus progredient verläuft und meist zu frühem Tode führt. Zudem tritt bei den echten Kretins das Myxödem sehr zurück,

während es bei den sporadischen Fällen ausgesprochen ist. Sogar ex juyantibus kann man die Differentialdiagnose erhärten, da sich die beim Myxödem wirksame spezifische Therapie beim echten Kretinismus als unwirksam erweist. Der „sporadische Kretinismus“ (das infantile Myxödem) ist eben allein durch eine Erkrankung der Thyreoidea bedingt, während der echte Kretinismus zu seiner Entstehung noch uns unbekannte exogene Faktoren verlangt, die von territorialen Ursachen abhängig sind. So kommt schon Ewald zu dem Schluß, daß „die Bezeichnung »sporadischer Kretinismus« eine ungeeignete, auf eine rein äußerliche Ähnlichkeit hin gewählte ist“.

Demnach liegt der Verdacht nahe, daß es sich mit dem „sporadischen Kropf“ ebenso verhält. In der Tat scheint uns manches dafür zu sprechen, daß wir im sporadischen Kropf eine ganz andere Erkrankung vor uns haben, als im endemischen. Daß das sporadische Auftreten einer endemischen Krankheit an sich schon verdächtig ist, wurde bereits erwähnt; beim Kropf fällt diese Überlegung besonders ins Gewicht, weil das den endemischen Kropf erzeugende Agens — wie wir gesehen hatten — allerhand äußeren Einflüssen gegenüber ein „hochempfindliches Gebilde“ (Schittenhelm und Weichardt) ist. Aber auch der Verlauf beider Krankheiten scheint verschieden zu sein. Jedenfalls kann ich der Ansicht Riebolds — bei dem es sich wahrscheinlich zum größten Teil um sporadische Kröpfe handelt —, daß in endemiefreien Gegenden der Kropf scheinbar erst im höheren Alter entsteht, nur zustimmen. Daß beim endemischen Kropf die Verhältnisse anders liegen, wurde schon ausgeführt.

Ich habe nun einen Kropfstammbaum aufgestellt, bei dem ich die Nachkommen einer kropfkranken Frau mit Vollständigkeit durch fünf Filialgenerationen verfolgen konnte. Was mir dabei besonders wichtig erscheint, ist die Tatsache, daß ich bei den einzelnen Krankheitsfällen nähere Zusammenhänge mit den Endemiegegenden in weitem Maße ausschließen konnte; es handelt sich also offenkundig um „sporadische“ Kröpfe. Deshalb spricht bei dem vorliegenden Material das familiäre Auftreten der Anomalie viel schärfer für Erblichkeit als bei den Fällen Riebolds, der über den Aufenthaltsort seiner Kranken keine detaillierten Angaben macht. Das Material Riebolds muß auch dadurch an Überzeugungskraft einbüßen, daß nach Birchers Kropfkarte Dresden — woher doch anscheinend die Stammbäume stammen — noch an der Grenze eines Endemiegebietes liegt. Daß sich unter Riebolds Kröpfen endemische befinden, wird — ganz abgesehen von dem „atypischen“ Stamm-

baum — schließlich auch dadurch nahegelegt, daß man in 17 Stammbäumen 10 mal die Vereinigung zweier, die gleiche Erbkrankheit führender Familien annehmen müßte, von welchen 10 Fällen nur 3 sichergestellt sind. Bei der Seltenheit des sporadischen Kropfes wird diese Annahme auch dadurch nicht viel wahrscheinlicher, daß hier eine auf Häufigkeit des Kropfes in ein und derselben Familie gerichtete, unbewußte Familien-selektion im Spiele ist, wodurch natürlich solche Fälle, in denen mehrere kranke Erbstämme sich vereinigen, bevorzugt werden.

Wie gesagt, ist dagegen in meinem Material das Auftreten der Erkrankung in endemiefreiem Gebiete meist sichergestellt. Es bleiben deshalb für die ätiologische Erklärung meiner Fälle nur zwei Möglichkeiten übrig: entweder ist der pathogene Mikroorganismus in die endemiefreie Gegend eingeschleppt, oder der Kropf ist hier Ausdruck einer besonderen genotypischen Konstitution. Bei der Unbeständigkeit aber, die dem endemischen Kropferreger, wie wir gesehen hatten, zweifellos innewohnt, ist es höchst unwahrscheinlich, daß sich das infektiöse Kontagium fünf Generationen hindurch in einer Familie in endemiefreier Gegend hält. Diese Unwahrscheinlichkeit wird noch besonders dadurch gesteigert, daß die Individuen jeder Generation in andern Räumen, an einem andern Orte gelebt haben; so kann auch nicht mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß das Kontagium an einer engbegrenzten Lokalität in endemiefreiem Gebiete günstige Lebensbedingungen gefunden hätte. Es scheint mir deshalb, daß bei dem von mir aufgestellten Stammbaum (Tafel I) eine andere Erklärungsart als die einer Isogenie der kropfkranken Individuen in bezug auf die krankhafte Anlage nicht möglich ist, und daß daher das erbliche Vorkommen des Kropfes durch diesen Stammbaum bewiesen wird.

Betrachten wir nun den Stammbaum näher!

Die Stammutter, um deren Deszendenz es sich handelt, ist Friederike Kupsch, geb. 4. Februar 1790 in Dahlenberg bei Trossin, gest. 1. März 1856 in Dresden. Ihr Vater, Johann Christian Kupsch, war herrschaftlicher Verwalter des Ritterguts Lepnitz b. Dahlenberg, Provinz Sachsen (kropffreies Gebiet); ihre Mutter hieß Christina Dorothea Barthel. Über die Herkunft der Eltern war nichts Sicheres zu ermitteln; anscheinend stammten beide aus der Provinz Sachsen, die Mutter wahrscheinlich aus der Gegend von Torgau oder Düben (kropffreies Gebiet). Friederike Kupsch war verheiratet an den Besitzer des Gutes Pöplitz bei Gräfenhainichen bei Bitterfeld (kropffreie Gegend). Daß sie einen deutlichen, mäßig großen Kropf gehabt hat, beweist eine Photographie von ihr aus dem Jahre 1855. Außerdem wurde es mir durch einen Professor bestätigt, der die Friederike Kupsch noch gut gekannt hat, da er mit ihr verschwägert ist. Sie starb in Dresden, wo sie vorübergehend bei ihrem Schwiegersohn weilte; als Todesursache wird Darmverschlingung angegeben.

Von ihren vier Töchtern hat eine, D, einen noch nicht besonders ausgebildeten, aber doch auch schon für das Auge deutlichen Kropf. D wurde in Charlottenburg geboren, verlebte dort ihre Jugend, hielt sich nach ihrer Verheiratung kurze Zeit in Leipzig und Stuttgart auf und lebt seither in Berlin und Magdeburg. Auch sie lebte also nahezu ununterbrochen in endemiefreier Gegend. Ihre Struma entwickelt sich schleichend etwa seit ihrem 35. Lebensjahre.

E, die jüngste Schwester von D, steht erst im 27. Lebensjahr. Auch sie wurde in Charlottenburg geboren und verlebte dort ihre Jugend. Sie ist seit mehreren Jahren verheiratet und lebt in Berlin. Trotzdem sie keine deutliche Struma im Sinne der bisher besprochenen Fälle hat, muß sie hier erwähnt werden, da bei ihr eine leichte diffuse Schwellung der Thyreoidea zu konstatieren ist. Die Schwellung hat sich in den letzten Jahren ganz allmählich entwickelt und stellt offenbar den Beginn einer regelrechten Struma dar.

Die Tochter von D ist erst 14 Jahre alt und kommt daher für unsere Untersuchung noch nicht in Betracht.

Besondere auslösende Ursachen waren nicht zu ermitteln. Am ehesten könnte man an einen Einfluß der Geburten denken; aber bei C bildete sich das Leiden 4 Jahre nach der dritten Geburt und bei D 8 Jahre nach der zweiten Geburt aus.

Auch irgendwelche Komplikationen sind nicht nachweisbar. Eine Person der Descendenztafel (a) litt an Epilepsie, doch war sie mit dieser Krankheit von mütterlicher Seite her belastet, da der Bruder ihrer Mutter auch Epileptiker war. — Ganz vereinzelt sind in der Familie harmlose hysterische Erscheinungen aufgetreten. Von Friederike Kupsch ist aus alten Briefen bekannt, daß sie „die Krämpfe wieder erschrecklich gehabt“ hat; doch hat es sich hier vermutlich nur um irgendwelche vorübergehenden Schmerzanfälle gehandelt („Blasenkrämpfe“). A bietet vielleicht gewisse Kennzeichen eines hysterischen Charakters dar, worauf ich nicht näher eingehen will; krank war sie, soweit bekannt, nicht. B und C waren zweifellos quoad Hysterie völlig gesund. Doch hatte D nach ihrer zweiten Geburt vorübergehend leichte neurasthenisch-hysterische Störungen. — Auch Basedow-Symptome sind nirgends beobachtet. B hatte im hohen Alter eine Andeutung von Exophthalmus; dieser ist jedoch kein pathognomisches Symptom für Basedow, da er im Alter auch bei atheromatöser Erweiterung der Arterien angetroffen wird.

Da das Vorkommen des Morbus Basedowii ebenso wie das des „sporadischen Kropfes“ nicht an bestimmte territoriale Verhältnisse geknüpft ist, und da außerdem verschiedene Tatsachen für einen Einfluß der Erbllichkeit bei der Basedowschen Krankheit sprechen, so liegt es nahe, Beziehungen zwischen dieser Krankheit und dem „sporadischen Kropf“ zu suchen. Doch ist mir nichts bekannt, was für eine engere Verwandtschaft dieser beiden Krankheiten spricht. Da zwischen Basedowscher Krankheit und Gesundheit keine scharfe Grenze gezogen werden kann, und da Basedow auch bei Kropf als sekundäre Erkrankung beobachtet wird, so sind für unsere Erkenntnis natürlich auch die Grenzen zwischen Basedow und einfachem Kropf verwischt. „Man könnte eine Reihe darstellen, die mit dem gewöhnlichen Kropfkranken ohne alle Zeichen der Basedowschen Krankheit beginnt, während bei

den folgenden Gliedern die Zahl dieser Zeichen allmählich wächst“ (Möbius). Von der Basedow-Struma wird behauptet, daß sie gewöhnlich rechts stärker sei als links; dasselbe soll auch beim sporadischen Kropf der Fall sein. Aber auch bei der normalen Schilddrüse soll der rechte Lappen meist größer sein als der linke, was Brunet darauf zurückführt, daß der venöse Rückfluß aus dem rechten Lappen wegen seiner Lage zum Herzen schwieriger sei als aus dem linken bzw. dem Mittellappen. Bemerkt sei noch, daß schon Virchow geneigt war, bei manchen sporadischen Strumen eine besondere Prädisposition anzunehmen, namentlich eine ursprüngliche Bildungsanomalie: abweichende Anordnung der Gefäße oder einzelner Drüsenteile, Thymuspersistenz u. a. Vielleicht wird uns hier die pathologische Anatomie noch einmal Aufklärung bringen.

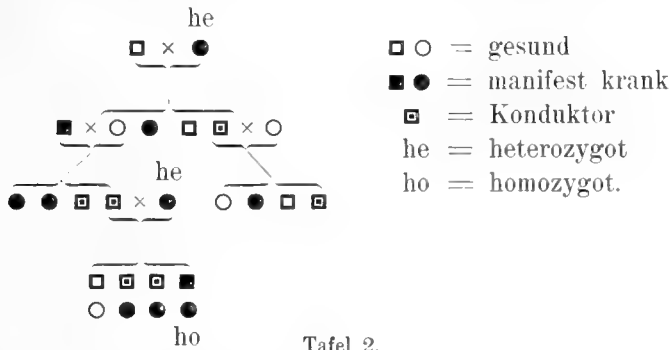
Es wurde bereits dargelegt, daß allein die Annahme der Erbllichkeit imstande ist, das regelmäßige Auftreten des Kropfes in der Nachkommenschaft der Friederike Kupsch befriedigend zu erklären. Es scheint demnach erwiesen, daß es Formen des sporadischen Kropfes gibt, deren Ursache in einer genotypischen Anlage zu suchen ist. Da der endemische Kropf sich durch die Annahme eines derartigen genotypischen Faktors nicht erklären läßt, so müssen demnach sporadischer und endemischer Kropf als Symptome zweier verschiedener Schilddrüsenerkrankungen aufgefaßt werden. Derartige Fälle, daß einer scheinbar einheitlichen pathologischen Erscheinung verschiedene Krankheiten zugrunde liegen, sind zahlreich bekannt. Ich erinnere nur an die Geisteskrankheiten, die auch heute noch zu einem großen Teil ganz summarisch nach Symptomen eingeteilt werden. Und um ein spezielles Beispiel zu geben, verweise ich auf die erbliche Hemeralopie, von der es zwei Formen gibt, die genotypisch grundverschieden sind: die eine vererbt sich geschlechtsbegrenzt nach der Horner'schen Regel, stellt also eine Defekt-Mutation an einer W-Einheit¹⁾ dar (Lenz), die andere vererbt sich einfach dominant, hat also ihren Grund in einer exzessiven und nicht an eine geschlechtsbestimmende Erbinheit gebundenen Mutation. So kann wahrscheinlich auch der Kropf auf verschiedene Weise zustande kommen, ohne daß es uns bis jetzt möglich ist, die verschiedenen Krankheiten, die ihn bedingen, auseinander zu halten. Hier könnte uns an der Erkennung der Erbllichkeit des Kropfes — zumal wenn wir den Erbllichkeitsmodus wüßten — ein diagnostisches Hilfsmittel entstehen, mit dessen Hilfe wir in gewissen Fällen die „sporadischen“ von den

¹⁾ Geschlechtsentscheidende Erbinheit.

„endemischen“ Kröpfen, besonders in den Grenzgebieten der Endemien, unterscheiden könnten. Wenn man dieses differentialdiagnostische Hilfsmittel nun auf die Rieboldschen Fälle verwendet, so drängt sich einem die Anschauung auf, daß Riebold — wie er es selber schon vermutete — zu einem großen Teil wirklich „sporadische Kröpfe“ gesammelt hat. Daß jedoch einige Kriterien für die — wenn ich so sagen darf — Unreinheit seines Materials sprechen, wurde schon oben dargelegt. Dazu gehört auch Riebolds letzter Stammbaum, der zu Riebolds Erbllichkeitsschema nicht paßt. Möglicherweise kann gerade hier endemische Entstehungsweise nicht ausgeschlossen werden.

2.

Nachdem wir an unserm Stammbaum gesehen haben, daß Kropf als genotypisch angelegte Anomalie vorkommt, erübrigt es sich noch,



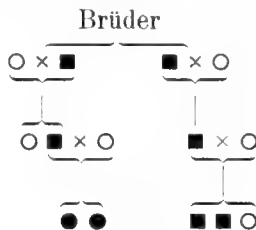
Tafel 2.

einiges über den Vererbungsmodus zu sagen. Nach Riebold ist die Struma von nur einer autonom mendelnden Erbinheit abhängig und verhält sich bei Weibern dominant, bei Männern rezessiv¹⁾. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse gebe ich ein Schema (Tafel 2).

Wir sehen daraus, daß zwei Möglichkeiten ausgeschlossen sind: eine gesunde Frau kann, da sie homozygot gesund ist, nie einen kranken Sohn haben, da dieser ja homozygot krank sein müßte; und ein kranker Mann kann, da er homozygot krank ist, niemals eine gesunde Tochter haben, da diese bei Heterozygotie ja krank sein müßte. Nun haben Schittenhelm und Weichardt in ihrer Arbeit über den endemischen Kropf 13 Stammbäume veröffentlicht. Daß das Zahlenverhältnis der

¹⁾ Richtiger wäre es wohl, zu sagen: bei Weibern und homozygoten Männern epistatisch, bei heterozygoten Männern hypostatisch.

Kranken zu den Gesunden in diesen Stammbäumen gegen Riebold spricht — es sind viel zu viel Kranke —, können wir übersehen, da das Material zu klein und die Auslese nach Familien mit großer Krankheitshäufigkeit wahrscheinlich sehr stark ist. Festgestellt muß aber werden, ob die beiden Vererbungsmöglichkeiten, die nach Riebold nicht realisiert werden können, anzutreffen sind. In der Tat finden sich nun



Tafel 3.

in den 13 Stammbäumen 7, also über die Hälfte, in denen diese „Unmöglichkeiten“ realisiert werden, und zwar 6, in denen gesunde Mütter kranke Söhne, und 3, in denen kranke Väter gesunde Töchter haben. Einen dieser Stammbäume, der für beide Vorkommnisse sehr instruktiv ist, gebe ich wieder (Tafel 3).

Dazu kommt noch, daß aus mehreren der Schittenhelmschen Stammbäume ersichtlich ist, wie die kropffreien Vorfahren von außerhalb in das Kropfgebiet einwanderten, und wie nun deren Familien in kurzer Zeit einer totalen Kropfverseuchung anheimfielen. Deutlicher als Worte wird auch hier ein Stammbaum sprechen (Tafel 4).



zugezogen



Tafel 4.

Es muß demnach festgestellt werden, daß Riebolds Hypothese auf keinen Fall für den endemischen Kropf Geltung haben kann, auch dann nicht, wenn derselbe wirklich erblich wäre. Wir wenden uns also zum „sporadischen Kropf“.

Unter der Nachkommenschaft der Friederike Kupsch wurde nur das weibliche Geschlecht von der Erkrankung ergriffen; innerhalb dieses

Geschlechts vererbte sich die Struma streng dominant, wobei — wie bei Riebold — die Hälfte der Weiber freibleiben. Ist es nun auch mißlich, an Hand eines einzigen Stammbaums Genaueres über die Art der Vererbung sagen zu wollen, so kann man doch prüfen, ob eine bestimmte Hypothese auf ihn anwendbar ist. Für die Hypothese Riebolds gilt dies nun zweifellos. Wir können allerdings für keinen Mann unseres Stammbaums den Konduktor-Charakter nachweisen, aber die Zahl weiblicher Nachkommen von Männern, die möglicherweise Konduktoren sein könnten, ist infolge der meist kümmerlichen Fruchtbarkeit der Familie so gering, daß ihre Kropffreiheit nichts gegen Riebolds Hypothese aussagt: zudem stehen von den sieben in Betracht kommenden Weibern noch drei in jugendlichem Alter. Riebold könnte also einen Vererbungsmodus aufgestellt haben, der wirklich bei gewissen Formen des Kropfes vorkommt.

Aber wir wollen uns einen Mangel nicht verhehlen, der Riebolds Stammbäumen ebenso wie dem der Friederike Kupsch anhaftet: da nämlich der Kropf in allen Größenverhältnissen vorkommt, von einer kaum merklichen Verdickung des Halses bis zu riesigen Tumoren, so müßten nicht nur die jeweiligen Größenverhältnisse genau angegeben werden, es müßte auch jede einzelne der scheinbar gesunden Personen genau untersucht sein. Dann könnte sich leicht herausstellen, daß das Ineinandergreifen der Wirksamkeit verschiedener Erbeinheiten und vielleicht auch die Abhängigkeit von Lebenslagefaktoren das Bild von der Erbllichkeit des Kropfes, das Riebold so klar gezeichnet hat, wieder erheblich trüben würden. So einfache Verhältnisse wie bei der Brachydaktylie, der Hemeralopie, der Hämophilie und anderen Leiden dürfen wir keineswegs allgemein erwarten, und vielleicht kann gerade der erbliche Kropf, auch da, wo er sicher erblich ist, ein neues Beispiel dafür liefern, daß uns der Gang der Vererbung beim Menschen meist noch recht dunkel ist. Vorläufig aber wird man gut tun, bei Untersuchungen über die Erbllichkeit des sporadischen Kropfes an die Hypothese Riebolds zu denken.

Zusammenfassung.

Der Kropf ist keine Krankheit, sondern ein Symptom; die ihm zugrunde liegenden Krankheiten können ihrer Ätiologie nach sehr verschieden sein. Es gibt Formen des sog. sporadischen Kropfes, welche genotypisch bedingt sind und demnach echte Erbllichkeit zeigen. Der Vererbungsmodus ist noch zweifelhaft.

Zitierte Literatur.

- Aschoff, Pathogenese und Ätiologie der Appendicitis. Ergebnisse d. innern Med. u. Kinderheilk. **9**, 1.
- Askanazy, M., Äußere Krankheitsursachen. In: Aschoff, Pathologische Anatomie. 3. Aufl. Jena 1911.
- Baur, Erwin, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. Berlin 1914.
- Bircher, H., Der endemische Kropf und seine Beziehungen zur Taubstummheit und zum Cretinismus. Basel 1883.
- Chagas, nach: Schittenhelm und Weichardt und Askanazy.
- Dieterle, Th., Hirschfeld, L. und Klinger, R. Studien über den endemischen Kropf. Münch. med. Woch., 1913, Nr. 33.
- , Epidemiologische Untersuchungen über den endemischen Kropf. Archiv f. Hygiene, Bd. 81.
- Ewald, C. A., Die Erkrankungen der Schilddrüse, Myxödem und Cretinismus. Wien 1896.
- Hancke, Beobachtungen über den Kropf. Hufelands Neues Journal d. prakt. Arzneikunde und Wundarzneikunst. **3**, 5. Stück.
- Johannsen, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1913.
- Klinger, R., Epidemiologisches und Experimentelles über den endemischen Kropf. Corresp.-Blatt f. Schweizer Ärzte, 1913, Nr. 34.
- Koch, Robert, Deutsche med. Wochenschrift 1899 und 1900.
- Lenz, Fritz, Über die krankhaften Erbanlagen des Mannes und die Bestimmung des Geschlechts beim Menschen. Jena 1912.
- , Über die idioplasmatischen Ursachen der Sexualcharaktere des Menschen. Archiv für Rassen- u. Gesellschafts-Biologie **9**, 5. 1912.
- Möbius, P. J., Die Basedowsche Krankheit. Wien 1896.
- Schittenhelm, A. und Weichardt, W., Der endemische Kropf mit besonderer Berücksichtigung des Vorkommens im Königreich Bayern. Berlin 1912.

Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden.

Von J. Seiler,

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Abteilung Prof. Goldschmidt.

(Mit drei Textfiguren und Tafel 1.)

(Eingegangen 10. März 1917.)

Mein Nachweis der Digametrie des weiblichen Geschlechtes der Lepidopteren an *Phragmatobia fuliginosa* (1914, Arch. f. Zellf. Band 13) bestätigte so willkommen die kühne Annahme experimenteller Vererbungsforscher (Goldschmidt, Doncaster), daß bei Schmetterlingen das weibliche Geschlecht digamet sein müsse — wo Digametrie zytologisch einwandfrei festgestellt war, war das männliche Geschlecht das digamete — daß zu erwarten war, daß die Befunde angezweifelt würden; was tatsächlich auch erfolgt ist.

Da die Geschlechtschromosomenverhältnisse von *fuliginosa*, die eine weitere Ausarbeitung und Ergänzung bedurft hätten, recht kompliziert sind, und die Frage der Digametrie im weiblichen Geschlecht der Schmetterlinge wichtig und dringend ist, nahm ich mir vor, vorerst nach einem möglichst einfachen und klaren Schulbeispiel zu suchen, an dem es leicht wäre, die Geschlechtschromosomenverteilung so eindringlich zu demonstrieren, daß keine Zweifel mehr möglich sind.

Dieses Schulbeispiel fand sich in einigen Arten aus der Familie der Psychiden. Warum ich meine Hoffnung gerade auf diese Familie setzte, ist leicht zu erraten. Gewisse Vertreter dieser Schmetterlinge vermehren sich rein parthenogenetisch, so *Solenobia triquetrella* F. R., *Apteroma helix*, *Luffia* Tutt. usw.; andere Arten derselben Gattungen vermehren sich teils parthenogenetisch teils geschlechtlich, bei wieder anderen Formen haben wir sehr abgeänderte Sexualverhältnisse, ein

Überwiegen der Männchen oder der Weibchen; und zwar ist dieses Verhältnis bei ein und derselben Art je nach Fundort verschieden, für eine Lokalität aber wohl konstant.

Nun hatte man bei verschiedenen Vertretern aus dem Tierreich, die einen Generationswechsel von parthenogenetischen und geschlechtlichen Formen haben (*Angiostomum*, *Phylloxera*) gezeigt, daß dem Auftreten einer neuen Generation ein Wechsel im Geschlechtschromosomenbestand vorausgeht. Deshalb lag die Vermutung nahe, daß auch bei Psychiden die eigenartigen Sexualverhältnisse irgendwie durch den Geschlechtschromosomenmechanismus geregelt würden. Etwa so, daß bei Formen mit einem Überwiegen der Weibchen das unpaare X-Chromosom bei der Eireifung aus uns unbekannten Gründen in der Mehrzahl der Fälle in den Richtungskörper gelangt, bei einem Überwiegen der Männchen umgekehrt das X-Chromosom in der Mehrzahl der Fälle in den weiblichen Vorkern wandert, daß also übergeordnete Faktoren richtend in den Mechanismus der Geschlechtschromosomenverteilung eingreifen.

Inwieweit diese Vermutungen mit der Wirklichkeit zusammenfallen, werden die folgenden Ausführungen zeigen. Sie erstrecken sich vorläufig nur auf eine der untersuchten Formen, die schematisch klare Verhältnisse besitzt, auf *Talaeporia tubulosa* Retz., und berücksichtigen die Befunde nur so weit, als sie für die experimentellen Vererbungsforscher — die ja die Anregung zu dieser Untersuchung gegeben haben — von Interesse sein dürften. Die rein zytologischen Daten bringt die ausführliche Arbeit (Arch. f. Zellf.), die die Geschlechtschromosomenverhältnisse einer weiteren Form behandeln und die Eireifung parthenogenetisch sich entwickelnder Psychiden schildern wird.

1. Eireifung von *Talaeporia tubulosa* Retz.

Im Moment der Eiablage befindet sich der Eikern, der in einer peripheren Plasmaschicht liegt, auf dem Stadium der Metaphase der ersten Reifeteilung. Nach innen zu folgt auf die Plasmaschicht Dotterkugel an Dotterkugel, die nur andeutungsweise auf den Photographien noch erkennbar sind; es sind die zum Teil schwarzen Kugeln der Fig. 4, 5, 9, 10. Die Lage der Reifungsspindel zur Eioberfläche ist recht variabel. Meist steht sie mehr oder minder senkrecht (Fig. 4, 5, 9, 10), recht häufig aber schief (Fig. 3, 7, 8), nicht selten selbst parallel zur Eiperipherie (Fig. 1, 2). Zu Beginn der Anaphase setzt ein eigenartiger, in dieser Art nur bei Schmetterlingen (siehe Seiler 14) bekannter Vor-

gang ein, eine Chromatinelimination, die ich kurz skizzieren muß, um die Bilder verständlich zu machen. Von den Tochterchromosomen strömt, in der Regel in der frühesten Anaphase, gelegentlich aber auch später, nach der Spindelmittle zu Chromatin ab und bleibt, wenn die Tochterplatten gegen die Pole vorrücken, hier liegen, oft mächtige Platten bildend (Fig. 5, 7, 8). Der Vorgang ist im einzelnen recht variabel. Es kann viel Chromatin ausgestoßen werden, oder nur wenig (Fig. 4), gelegentlich wird überhaupt nicht eliminiert (Fig. 1, 2, 3, 6, 9). Es können alle Chromosomen sich an der Elimination beteiligen, oder nur ein Teil derselben. Deshalb sollte man erwarten, daß die Größenverhältnisse der Chromosomen nach beendeter Elimination sehr variabel wären. Das ist aber keineswegs der Fall. In den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung (Fig. 10) treten immer die für die Art charakteristischen Größenordnungen unter den Chromosomen auf. Schwierigkeiten für die Individualitätshypothese erwachsen aus diesen Beobachtungen also nicht.

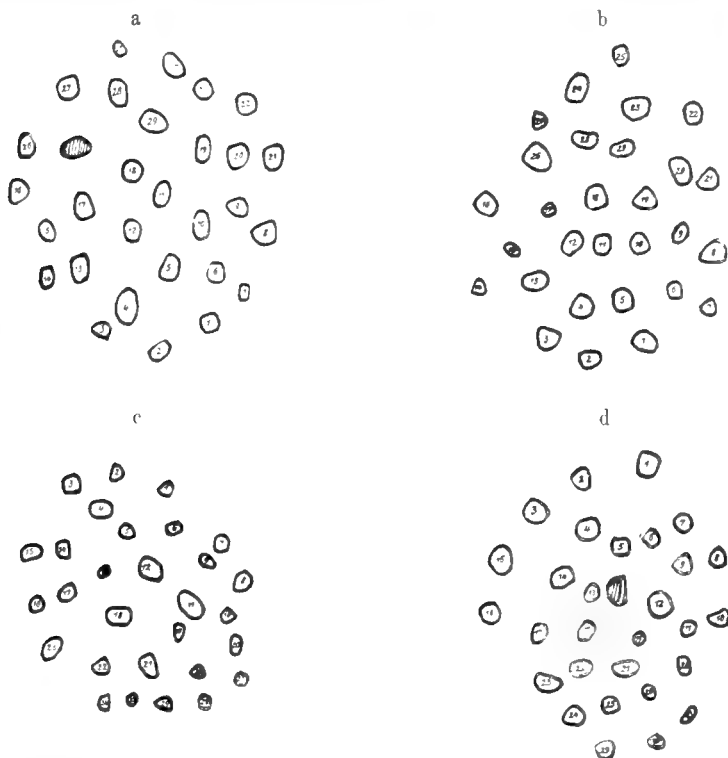
Nun die Geschlechtschromosomenfrage. Wenn die Tochterchromosomen der ersten Reifeteilung auseinanderweichen, bleibt ein Chromosom, vermutlich ein X-Chromosom, in der Spindelmittle liegen, ohne daß anfangs zu erkennen wäre, ob es nach innen oder außen sich wenden wird (Fig. 1—3). In Fig. 3 wird es wohl nach innen wandern, was aus seiner Lage zu den ganz schwachen Spindelverdickungen vermutet werden kann. Sind die Tochterchromosomen etwas weiter gegen die Spindelpole vorgerückt, so findet man das X-Chromosom bald der äußeren Platte nachhinkend, bald der inneren. In Fig. 4 wandert es nach außen, in 5, 6 und 8 nach innen, in 7 und 9 nach außen. Nur vereinzelt ist es noch in der Interkinese erkennbar (Fig. 9). In der Metaphase der zweiten Reifeteilung (Fig. 10) hat es die Autosomen ausnahmslos eingeholt und verhält sich von da an genau wie ein Autosom. Nur ausnahmsweise wandert das X-Chromosom von Anfang an mit den Autosomen. Dann ist es natürlich in Seitenansichten der Spindeln nicht feststellbar.

Die Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung im Ei besitzt 30 Chromosomen. Es ist zu erwarten, daß die Tochterplatten eine verschiedene Anzahl von Chromosomen haben. Das trifft auch tatsächlich zu. Hat die äußere 30 Chromosomen, so hat die innere 29 und umgekehrt. Ich habe versucht, photographisch den Beweis dafür zu erbringen. Das hält aber außerordentlich schwer und ist unsäglich mühsam. Jedes Ei enthält ja nur eine Reifespindel und die muß so getroffen werden, daß

das Messer zwischen den beiden Tochterplatten durchfährt, ohne sie zu verletzen, und zudem müssen alle Chromosomen, und zwar in beiden Platten natürlich, genau in einer Ebene liegen und die muß überdies senkrecht stehen zur optischen Achse. Am ehesten noch gelingt das auf dem Stadium der Metaphase der zweiten Reifeteilung. Fig. 18 ist eine Idealplatte mit 29 Chromosomen. Einzig hier gibt die Photographie die Größenverhältnisse der Chromosomen naturgetreu wieder. Die Schwesterplatte ist photographisch nicht verwertbar. Alle photographierten Platten dieser Arbeit sind an sich ebenso klar und einwandfrei, wie Fig. 18. Da aber die Chromosomen nicht genau in einer Ebene lagen, mußte während der Aufnahme die Mikrometerschraube etwas gedreht werden. Deshalb die teilweise schlechten und gelegentlich nicht ganz eindeutigen Bilder.

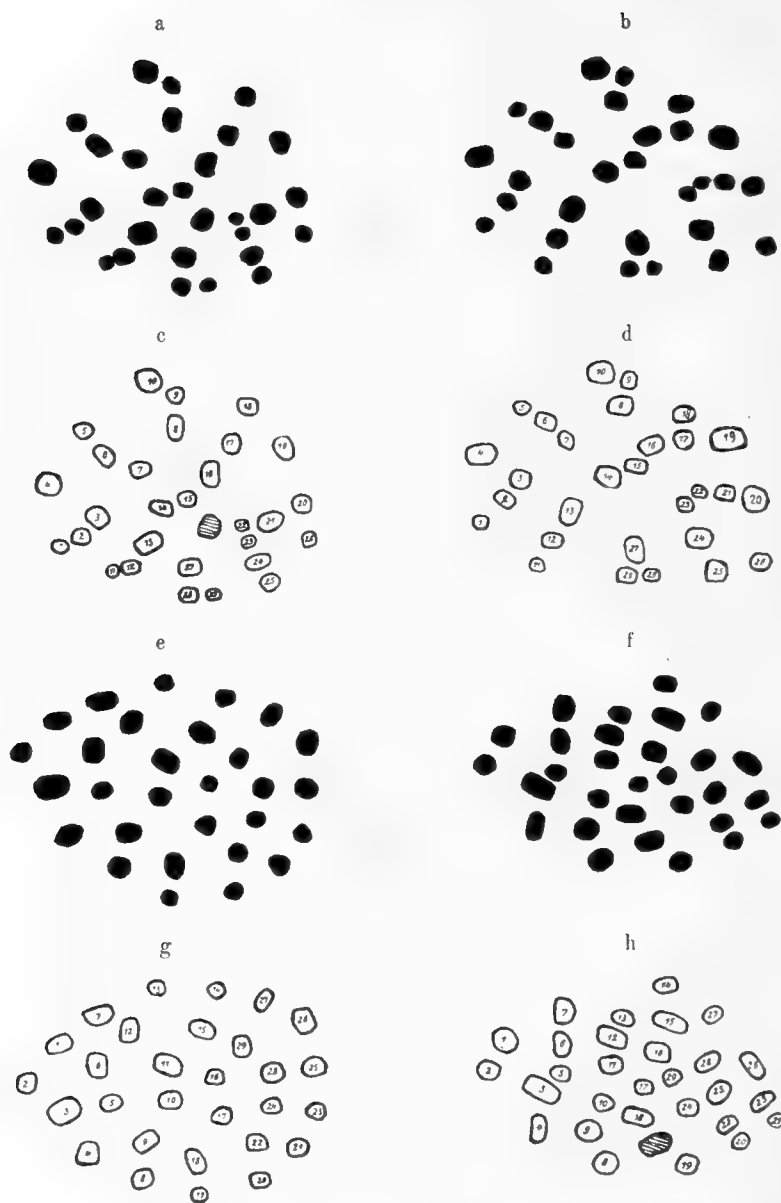
Fig. 11 und 12 sind zwei zusammengehörige Platten (die erste Platte ist immer die äußere, den ersten Richtungskörper liefernde, die zweite die innere) in der Metaphase der zweiten Reifeteilung. Da die Chromosomen ihre gegenseitige Lage während des Auseinanderwanderns der Platten nicht, oder nur wenig, ändern, können homologe Paare mit einiger Sicherheit identifiziert werden. Sie sind in Textfigur 1, ab (entspricht der Photographie 11 und 12, Vergrößerung aber 3000 Mal!) mit gleichen Zahlen versehen. Das schraffierte Chromosom ist vermutlich das X-Chromosom, das hier in der äußeren Platte liegt. In Fig. 13 und 14 = Textfigur 1, cd, wieder zwei zusammengehörige Platten, liegt das X innen. Die Chromosomen der Fig. 14 sind deshalb so mager, weil die Platte stark schief liegt, die photographische Aufnahme deshalb besonders schwierig war (in solchen Fällen benutzt man zweckmäßig die Spiegelreflexkamera von Dr. W. Scheffer-Stegemann — vergl. Zeitschr. f. Mikroskopie, Bd. 31, S. 84 —, die es ermöglicht, bei geöffneter Kassette mehrere Male zu exponieren und wieder neu einzustellen, bis man alle Chromosomen auf der Platte zu haben glaubt. Durch ein ebenso einfaches wie vorzügliches Verfahren wußte unser Präparator, Herr Aigner, von dem die meisten Aufnahmen dieser Arbeit stammen, die große mikrophotographische Zeißkamera für unsere Zwecke auszunutzen. An das hintere Ende der Mikrometerschraubenstange bringt er eine Klemme mit langem Hebelarm, an dem die Drehbewegung sehr sorgsam und ganz nach Wunsch ausgeführt werden kann. Den Hebelarm läßt man bei unterster Einstellung anschlagen auf einen horizontalen Arm eines Statives; nun dreht man nach oben und läßt bei oberster Einstellung ebenfalls anschlagen an einen Stativarm. So hat man den

Ausschlag der Drehbewegung fixiert und kann am vertikalen Stativarm eventuell noch Marken anbringen für die Ebenen, in welchen viele Chromosomen liegen). Da das X-Chromosom zu Beginn der Anaphase in der Spindelmittle liegen bleibt, haben beide Tochterplatten natürlich 29 Chromosomen. Nur ausnahmsweise findet man auf diesem Stadium



Textfig. 1. Metaphasen der zweiten Reifeteilung. a äußere Platte mit dem X-Chromosom, schraffiert; b innere Platte; a entspricht der Fig. 11, b der Fig. 12. — c d = Fig. 13, 14 dasselbe, aber das X-Chromosom in der inneren Platte. Vergrößerung ca. 3000 mal. Gezeichnet mit dem Zeichenapparat von Zeiß nach Abbé.

Tochterplatten, von denen die eine das X-Chromosom einschließt. Textfigur 2, a b zeigt zwei solcher Platten, die beide auf demselben Schnitt liegen. Das X-Chromosom liegt in der äußeren Platte, kommt also in den ersten Richtungskörper. Es kann mit größter Sicherheit identifiziert werden, denn die gegenseitige Lage der Chromosomen ist



Textfig. 2. a b Tochterplatten der ersten Reifeteilung, frühe Anaphase, c d dieselben Platten, X-Chromosom schraffiert, e f = g h Tochterplatten auf dem Stadium der Metaphase der zweiten Reifeteilung. Vergrößerung ca. 3000mal. Gezeichnet mit dem Zeichenapparat von Zeiß nach Abbé.

Tabelle 1.

Herkunft des Materials	Nr.	Nr. des Präparates	Zahl der Chromosomen der	
			äußeren Platte	inneren Platte
Breslau	1	1,14	30	29
"	2	1,10	29	30
"	3	26,6	30	—
"	4	51,2	30	—
Tornow	5	122,5	30	29
"	6	125,9	29	—
"	7	136,4	30	29
"	8	136,1	—	30
"	9	136,9	—	29
"	10	136,10	29	—
"	11	136,13	29	—
"	12	136,17	29	30
"	13	137,3	30	29
"	14	138,5	30	29
"	15	138,7	—	29
"	16	138,8	29	—
"	17	138,12	—	30
"	18	138,11	—	29
"	19	138,16	30	—
"	20	139,11	—	29
"	21	139,13	—	29
"	22	140,6	29	30
"	23	140,10	29	—
"	24	140,5	29	—
"	25	149,7	29	30
"	26	150,20	30	—
"	27	151,2	—	30
"	28	151,3	29	30
"	29	152,2	30	29
"	30	153,14	30	—
"	31	153,16	—	30
"	32	155,1	30	—
"	33	6,11	29	29
"	34	140,18	29	29

jetzt noch so, daß zusammengehörige Tochterchromosomen leicht erkannt werden. In c d sind sie mit gleichen Zahlen versehen. Im letzten Plattenpaar e f = g h, Metaphasen der zweiten Reifeteilung kann das X-Chromosom, das in der inneren Platte liegt, nur mit geringer Sicherheit bezeichnet werden. So viel jedoch darf durch Vergleich dieser Chromosomenplatten als feststehend angesehen werden, daß das X-Chromosom zu den größten Chromosomen zählt, was sich ja auch in Seitenansichten der Spindeln zeigt.

Die folgende Tabelle 1 gibt eine Übersicht über diejenigen ausgezählten Platten der Metaphase der zweiten Reifeteilung, die ganz auf einem Schnitt liegen und auch sonst jede Bedingung auf Eindeutigkeit erfüllen.

Über den Verlauf der zweiten Reifeteilung genüge die Bemerkung, daß, soviel festgestellt werden kann, alle Chromosomen der inneren und äußeren Spindel (Fig. 10) sich äqual teilen, von einem Nachsinken eines Chromosoms oder dergl. nichts zu sehen ist. So können wir mit Sicherheit annehmen, daß der weibliche Vorkern bald 29, bald 30 Chromosomen besitzt. — Noch interessiert uns eine wichtige Frage. Wie oft wandert das X-Chromosom nach innen, wie oft nach außen? Tabelle 2 stellt die Zahl der Fälle, in welchen das Geschlechtschromosom in Seitenansichten der Spindeln (wie Fig. 1—9) nach innen oder außen wandernd angetroffen wurde. Nehmen wir vorläufig an — bewiesen kann die Annahme erst später werden —, daß aus Eiern mit dem X-Chromosom Männchen entstehen, aus Eiern ohne X Weibchen, so ergibt sich das interessante Resultat, das wir einen Überschuß an Weibchen zu erwarten haben; im Mittel nach dem untersuchten Material auf drei Weibchen zwei Männchen.

Tabelle 2. X-Chromosomentabelle.

Herkunft des Materiales	Das X-Chromosom wandert nach		Summa	Sexualverhältnis Weibchen : Männchen
	außen	innen		
Breslau . . .	73	44	117	1,66 : 1
Tornow . . .	61	45	106	1,35 : 1
	134	89	223	1,50 : 1

2. Samenreifung.

Von der Anwesenheit der Geschlechtschromosomen ist in der Spermatogenese nichts wahrnehmbar. Die Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung zeigen 30 Chromosomen (Fig. 19, 20) und die der zweiten Reifeteilung ebenfalls (Fig. 21).

3. Die somatische Chromosomenzahl.

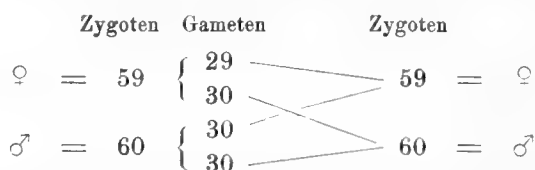
Da zweierlei Eier gebildet werden, solche mit 29 Chromosomen und solche mit 30, und sehr wahrscheinlich alle Spermatozoen 30 Chromosomen mitbringen, haben wir zwei Sorten von Embryonen zu erwarten, solche mit 59 und solche mit 60 Chromosomen. Die tatsächlichen Verhältnisse stimmen mit der Erwartung überein. Auf dem Stadium der Blastodermbildung ist es möglich, die somatische Chromosomenzahl mit absoluter Sicherheit festzustellen. Das photographisch zu beweisen ist sehr schwer. Von über 220 ausgezählten Äquatorialplatten, die ganz auf einem Schnitt und mehr oder minder in der Mitte der Schnittdicke liegen, und in welchen über die Abgrenzung der Chromosomen keine Zweifel bestehen können, hat nur eine Platte, Fig. 15, alle Chromosomen — hier sind es gleich 59 — genau in einer optischen Ebene; und trotzdem gibt auch hier noch die Photographie die Verhältnisse lange nicht so klar, als sie in Wirklichkeit sind. An der Peripherie oben rechts von der Mitte sind zwei Chromosomen durch eine so dunkle Brücke verbunden, daß man nach der Photographie vielleicht daran zweifeln könnte, daß es wirklich zwei Chromosomen sind. Die beiden anderen Platten, Fig. 16 mit 59 Chromosomen, Fig. 17 mit 60 Chromosomen, sind nach der Photographie nicht eindeutig, in Wirklichkeit dagegen sehr klar. Die Tabelle 3 gibt eine Zusammenstellung der Be-

Tabelle 3.

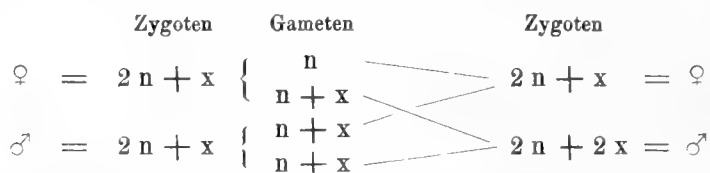
Herkunft des Materiales	Zahl der		Sexualverhältnis $\text{♀} : \text{♂}$
	Embryonen	Chromosomen	
Tornow	30	59	$30 \text{ ♀} : 25 \text{ ♂} = 1,2 : 1$
Tornow	25	60	
Tornow	4	58	

funde. Es sind nur solche Embryonen aufgenommen, die mindestens 2, meist 4 bis 6 einwandfreie Äquatorialplatten ergaben, die ganz auf einem Schnitt liegen. Um Selbsttäuschungen möglichst auszuschalten, wurden die Platten erst fix und fertig mit dem Zeichenapparat gezeichnet und erst nachher ausgezählt.

Die Embryonen mit 59 Chromosomen werden zu Weibchen sich entwickeln, denn nur Tiere mit 59 Chromosomen können Gameten mit 29 und 30 Chromosomen bilden. Die Embryonen mit 60 Chromosomen müssen Männchen liefern, nur die haben in allen Gameten 30 Chromosomen. — Damit läge also der ganze Chromosomenzyklus für *Talaësoria tubulosa* fest. Er verläuft folgendermaßen:



Bezeichnen wir die haploide Autosomenzahl mit n , so wird allgemein für die Lepidopteren mit X-Chromosomen folgendes Schema gelten:



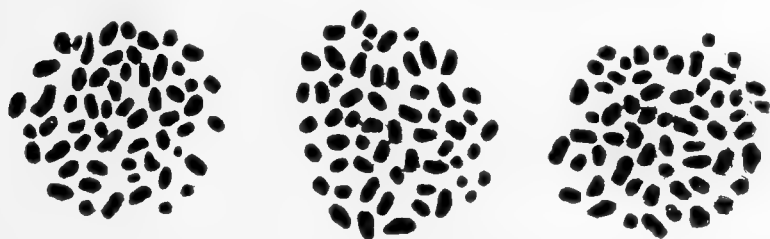
Genau entsprechend der Voraussage experimenteller Vererbungsforscher ist also bei Schmetterlingen, was sich ja schon bei *fuliginosa* gezeigt hatte, im Gegensatz zu allen übrigen Klassen des Tierreiches, in welchen Geschlechtschromosomen nachgewiesen werden konnten, das weibliche Geschlecht digametisch. Vertauschen wir die Geschlechter, so ist das Verhalten der Geschlechtschromosomen genau gleich dem bei männlicher Digametie. Damit dürfte das ganze Gedankengebäude, von dem diese Untersuchungen den Ausgang genommen haben, eine harte Belastungsprobe glänzend bestanden haben.

Nur andeutungsweise sei auf einige Nebenresultate hingewiesen. Man hatte versucht, die Geschlechtschromosomenhypothese quantitativ zu fassen. „Es schien, daß in allen Fällen die weiblich gestimmte

Gamete ein Mehr von Chromosomensubstanz besitzt, als die männliche gestimmte Gamete.“ Danach wäre zu erwarten gewesen, daß der Chromosomenzyklus eines Schmetterlings wie folgt gelaute hätte:

	Zygoten	Gameten		Zygoten
♀ =	$2n + x$	$\left\{ \begin{array}{l} n + x \\ n \end{array} \right.$		$2n + x = ♀$
♂ =	$2n$	$\left\{ \begin{array}{l} n \\ n \end{array} \right.$		$2n = ♂$

Da die mitgeteilten Tatsachen diese Möglichkeit ausschließen, dürften in Zukunft rein quantitative Erklärungsversuche der Geschlechtschromosomenbefunde ausgeschlossen sein, denn



Textfig. 3. Drei Blastodermäquatorialplatten eines Embryos mit 58 Chromosomen. Vergrößerung ca. 3000mal. Gezeichnet mit dem Zeichenapparat von Zeiß nach Abbé.

sonst wäre man zur Annahme gezwungen, daß zwei entgegengesetzte Prinzipien am Werke sind bei der Geschlechtsbestimmung resp. Geschlechtsvererbung: einmal soll bei männlicher Digametrie die Gamete weiblich gestimmt werden durch ein Mehr an Chromosomensubstanz, während sie bei weiblicher Digametrie umgekehrt durch ein Mehr an Chromosomensubstanz männlich gestimmt wird.

Wir vermuteten eingangs, daß die eigenartigen Sexualverhältnisse der Psychiden irgendwie durch die Geschlechtschromosomenverteilung geregelt würde, etwa den Geschlechtschromosomen übergeordnete Faktoren richtend in den Mechanismus der Verteilung eingreifen. Die Befunde an *Talaeporia* bestätigen diese Vermutung. Aus Tabelle 3 ist ersichtlich, daß das primäre Sexualverhältnis nicht 1:1 ist, wie es sein sollte, wenn das X-Chromosom rein nach dem Zufall verteilt wird. Es beträgt vielmehr 1,2:1 zu gunsten der Weibchen. Das ist fast genau die Zahl, die für die Rasse von Tornow nach den Beobachtungen während der Reifeteilung erwartet werden muß (siehe Tabelle 2).

Wie die Tabelle 3 zeigt, mußte eine dritte Sorte von Embryonen festgestellt werden. Sie besitzt 58 Chromosomen (siehe Textfig. 3). Die Feststellung kann unmöglich auf einem Irrtum beruhen, denn beim ersten Embryo ergaben 7 ganz einwandfreie Platten übereinstimmend 58 Chromosomen, beim zweiten 6 Zählungen, beim dritten 5 Zählungen, beim vierten 2 Zählungen übereinstimmend dasselbe Resultat. Solche Embryonen werden voraussichtlich nur eine Sorte von Eiern bilden, die 29 Chromosomen enthalten. Tatsächlich besitze ich zwei einwandfreie Tochterplattenpaare mit je 29 Chromosomen (siehe Tabelle 1 Nr. 33, 34). Ein X-Chromosom ist nicht vorhanden. Welchen Geschlechtes diese Formen mit 58 Chromosomen sind, weiß ich nicht. Vielleicht sind es Weibchen und entstanden aus unbefruchtet sich entwickelnden Eiern. Ich hoffe später Positives darüber berichten zu können. Untersuchungen sind im Gange.

Nach einem Vortrag gehalten am 13. Februar 1917 in der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin.

Tafelerklärung:

Sämtliche Photographien sind unretuschiert. Vergrößerung 2000 mal. Fig. 10 nur 1000 mal.

Alternative Modifikationen bei Schmetterlingen.

Von Dr. Fritz Lenz.

(Eingegangen 23. Dezember 1916.)

Die Puppe des Schwalbenschwanzes, *Papilio machaon* L., kommt in zwei verschiedenen Formen vor, die sich in Farbe und Zeichnung derart stark unterscheiden, daß jemand, der das nicht weiß, sie schwerlich zu derselben Art rechnen würde. Die eine Form ist ziemlich einfarbig hell gelbgrün, die andere schmutziggrauweiß mit braunschwarzen Längsstreifen und stellenweise gestrichelt grau. Es war mir schon lange aufgefallen, daß die grünen Puppen vorzugsweise an Grashalmen und dünnen Zweigen, die grauen dagegen an Baumstämmen oder überhaupt an flächenartigen Gebilden aufgehängt waren. Die grünen ähneln dabei einer Blattknospe, und sie haben auch zum Zweige eine ähnliche Stellung wie eine solche; die grauweißschwärzlich gezeichneten dagegen sind von einem Stück rissiger Rinde oder einem Stück Stein auf den ersten Blick kaum zu unterscheiden.

Ich habe bereits im Jahre 1906 versucht, diese Erscheinung durch ein Experiment aufzuklären. Ich fütterte eine größere Anzahl Raupen in einem Zuchtkasten, in welchem sie Gelegenheit hatten, sich zur Verpuppung entweder an Stielen der Futterpflanze, an dünnen grauen Zweigen, die ich hineingetan hatte, oder an den Kastenwänden aufzuhängen. Als die Raupen sich verpuppt hatten, war eine Übereinstimmung der Puppenfarbe mit der Farbe der Umgebung nicht zu erkennen; auch hingen sowohl an den Zweigen wie an den Wänden grüne und graue Puppen; an den Zweigen aber waren die grünen mehr als viermal häufiger als die grauen, welche sich vorzugsweise an den Wänden fanden. Ich zog damals aus der Tatsache, daß eine Minderheit grauer Puppen auch an Stielen und grüner auch an Flächen vorkommen, den

Schluß, daß die Farbe nicht erst sekundär durch die Umgebung bestimmt werde, sondern daß die Raupen je nach ihrer Färbungstendenz sich ihren Aufhängungsort wählten. Ich war dabei wohl von Anschauungen WEISMANNS beeinflusst, auf die ich noch zu sprechen komme. Im Herbst 1916 hatte ich zufällig Gelegenheit, diese Versuche in exakterer Weise wieder aufzunehmen, und sie haben mich eines Besseren belehrt.

Ich brachte gegen 100 Schwalbenschwanzraupen unter stark verschiedene Umweltbedingungen. Die Raupen waren im wesentlichen alle gleich gefärbt und ließen von dem Dimorphismus der Puppen nichts erkennen. Die eine Gruppe wurde nun unter einem großen umgestülpten Glase gezüchtet, wo die Raupen während des ganzen Tages von allen Seiten belichtet waren. Als sie reif zur Verwandlung waren, hatten sie keine andere Wahl, als sich an den dünnen Stielen der Futterpflanze (*Silene pratensis* Bess.) aufzuhängen. Und nun zeigte sich, daß alle, denen ihr Aufhängungsort am dünnen Zweig derart zwangsmäßig vorgeschrieben war, grüne Puppen lieferten, ein gewiß bemerkenswertes Ergebnis. Die Stiele waren übrigens zumeist nicht mehr grün, sondern verdorrt und daher grau gefärbt. Die zweite Gruppe wurde in einem Kasten gezüchtet. Zur Aufhängung standen diesen die Wände des Kastens und natürlich auch die Zweige der Futterpflanze zur Verfügung. Die an den Wänden aufgehängten Raupen — und das war die Mehrzahl — lieferten mit Ausnahme einer einzigen nur Puppen von dem beschriebenen grauweißen Charakter. Eine Anzahl spinnreifer Raupen aus diesem Kasten sperrte ich in eine dunkle Schachtel, wo sie keine Wahl hatten, als sich an den Wänden aufzuhängen; auch diese lieferten mit Ausnahme einer einzigen nur graue Puppen, und zwar waren diese im Durchschnitt dunkler grauschwarz gefärbt als die an den Wänden des Zuchtkastens, welche immerhin etwas Licht bekommen hatten. Jene Raupen, welche sich im Zuchtkasten an den Zweigen der Futterpflanze angesponnen hatten, lieferten grüne und graue Puppen gemischt, jedoch mit Vorwiegen der grünen. Diese grünen waren im ganzen nicht so lebhaft grün wie die im Glase bei vollem Licht gezüchteten, ebenso wie die grauen nicht so ausgesprochen schwarzgrau waren wie die in der dunklen Kiste. Der Dimorphismus war jedoch bei allen Gruppen recht scharf; nur zwei Stück unter vielen zeigten Übergangscharakter.

Aus den geschilderten Ergebnissen folgt mit Sicherheit, daß die zweierlei Färbungen Modifikationen derselben Biotypen darstellen. Die Bestimmung der Farbe ist unverkennbar von der Art des Aufhängungsortes abhängig. Es fragt sich nur noch, ob die Gestalt des Aufhän-

gungsortes als solche oder die damit zusammenhängenden Lichtverhältnisse den Ausschlag geben. Um das zu entscheiden, brachte ich mehrere Raupen, die sich im Glase bei vollem Licht an Zweigen aufgehängt hatten, in eine dunkle Schachtel; sie lieferten nach der Abstreifung der Raupenhaut trotzdem grüne Puppen. An Flächen aufgehängte Raupen setzte ich dem vollen Lichte aus; sie gaben aber graue Puppen. Das Licht hatte also nach der einmal erfolgten Aufhängung keinen so großen Einfluß mehr, daß die alternative Modifikation noch hätte umschlagen können, obwohl die Zeit von der Aufhängung bis zur Abstreifung der Raupenhaut, d. h. der eigentlichen Verpuppung, mehrere Tage bis zu einer Woche betrug. Dennoch erzielte ich mit einer Raupe ein positives Ergebnis; sie war in einer dunklen Schachtel an einem Zigarrenkistenbrettchen aufgehängt; ich stellte dieses nun hell gegen das Licht und beklebte das Brettchen unter der Raupe mit weißem Papier, so daß auch die Bauchseite von reflektiertem Licht beleuchtet war. Ich ging dabei von der Überlegung aus, daß auch die an dünnen Zweigen aufgehängten im Gegensatz zu denen an Flächen von der Bauchseite her Licht bekommen. Der Erfolg war eine grau gezeichnete Puppe mit gelbgrünem Einschlag, also eine Übergangsform. Ich glaube daher doch, daß das Licht den Ausschlag gibt, aber bereits im allerersten Stadium der Aufhängung, wahrscheinlich in der Hauptsache sogar schon vor der Aufhängung, zu einer Zeit, wo die Raupe vor der Anspinnung auf ihrem Aufhängungsplatz sitzt. So glaube ich auch die vereinzelt „Ausnahmen“, von denen ich berichtete, erklären zu sollen. Ich hatte wahrscheinlich jene Raupe, die in der dunkeln Schachtel angesponnen doch eine grüne Puppe gab, zu einer Zeit umgesetzt, als ihre Alternative schon entschieden war. Auch die Ausnahme, welche die grüne Puppe an der Wand des Zuchtkastens darstellt, findet ihre Erklärung; es war nämlich die einzige Raupe, welche durch ein Gazefenster Licht auf die Bauchseite bekommen konnte. Somit dürfte doch das Licht bestimmend sein, ob eine grüne oder eine graue Puppe entsteht; aber diese Entscheidung erfolgt in einem relativ frühen sensiblen Stadium und ist später nicht mehr rückgängig zu machen. Die ganz frischen Puppen unmittelbar nach der Abstreifung der Raupenhaut sind zwar auch äußerlich noch alle gleich, nämlich durchscheinend hell bräunlich; ihre Entwicklung entweder zu der grünen oder zu der grauen Form scheint aber bereits festgelegt zu sein.

Ich möchte nunmehr diese Reaktionsweisen als Anpassungen im Lichte der Selektionstheorie betrachten. Direkte Anpassungsbeziehungen

bestehen nicht zwischen Puppenfarbe und Licht, sondern zwischen Puppenfarbe und Gestalt des Aufhängungsortes. An Stielen und Zweigen genießen grüne Puppen einen besseren Schutz als graue, weil sie grünen Blattknospen ähneln; an Rinde und Steinen sind umgekehrt die grauen besser geschützt, weil grüne dort auffallen würden. Die grünen an den Zweigen stellen also einen Fall von Mimikry im engeren Sinne dar, während es sich bei den grauen an Flächen mehr um Schutzfärbung im allgemeinen handelt. Die richtige (erhaltungsgemäße) Entscheidung der Alternative wird auf dem Umwege über die Lichtwirkung erzielt. Die beiden Aufhängungsorte unterscheiden sich durch die Menge des Lichtes, welches die Bauchseite der Raupe trifft. Diese Lichtmenge ist bei den an Zweigen aufgehängten viel größer als bei den an Flächen aufgehängten, weil die Flächen das Licht von der Bauchseite, die stets dem Aufhänger gegenüber ist, fernhalten. Wenn daher je nach der Belichtung die Ausfärbung in der einen oder der anderen Richtung eingeleitet wird, so wird damit zugleich die mimetische Anpassung erreicht. Damit ist der Erhaltungswert der geschilderten Reaktionsweisen ersichtlich. Es könnten also solche Schwalbenschwanzrassen von der natürlichen Auslese erhalten und gezüchtet werden, in deren Konstitution die alternative Reaktionsmöglichkeit je nach den Lichtverhältnissen lag.

Da nicht die ausgebildeten Eigenschaften, sondern die Reaktionsmöglichkeiten der Organismen das eigentlich Erbliche sind, wie besonders BAUR dargetan hat, so müssen alle Erbänderungen im Laufe der Phylogenese eben in Änderungen von Reaktionsmöglichkeiten bestehen. Von den zahllosen Mutationen im Laufe der Jahrtausende verschwinden die allermeisten wieder, weil die Wahrscheinlichkeit, daß sie erhaltungsgemäßer als der bisherige Durchschnitt sind, nur äußerst gering ist. Gerade bei Schmetterlingen findet man zahlreiche solche Mutationen, ohne daß diese aber in der Regel die Herrschaft erreichen. Nur wenn solche einmal eine Steigerung der Erhaltungsgemäßheit bedeuten, können sie erhalten und ausgebreitet werden, und darin besteht eben die natürliche Auslese oder Naturzüchtung. Man stellt die selektionistische Erklärung öfter in Gegensatz zu der physiologischen Forschung, indem man gewöhnlich diese für allein wissenschaftlich, jene aber als mehr oder weniger unsolid ansieht. Das scheint mir unberechtigt zu sein; jede der beiden Betrachtungsweisen hat ihren besonderen Erkenntniswert, und beide haben sich einander zu ergänzen. So schließt auch die physiologische Erklärung der alternativen Modifikation der Schwalbenschwanzpuppen durch

die verschiedene Beleuchtung die selektionistische Erklärung nicht aus; diese zeigt vielmehr erst die eigentliche biologische Bedeutung jener physiologischen Reaktionsweisen. Der Gesichtspunkt der Auslese ist das letzte Prinzip aller biologischen Erklärung. Alles Leben ist Anpassung; alle Anpassung aber geht auf Erhaltung, und Erhaltung und Auslese gehen Hand in Hand. An allgemeinem Erkenntniswert ist die selektionistische Erklärung der physiologischen daher sogar überlegen; im einzelnen freilich kann sie jene nicht ersetzen, sondern sie ist berufen, jene zu ergänzen.

Daß alles Leben Anpassung ist, lehrt auch der Lamarckismus; aber er erklärt alle Anpassungen im letzten Grunde entweder für direkt aktiv oder für indirekt — nämlich vererbt — aktiv. Durch die Zurückführung der generellen Anpassung auf individuelle Anpassung wird aber gerade das eigentliche Problem der Anpassung verfehlt bzw. für unlösbar erklärt. Die Anpassung kann man nicht durch Anpassung erklären, und wenn man es versucht, so bedeutet es im Grunde die Zuflucht zu einer transzendenten Zwecktätigkeit, die nicht mehr naturwissenschaftlich sein kann. Das Weismannsche Prinzip dagegen lehrt im Gegensatz zum Lamarckschen alle Anpassungen im letzten Grunde als passiv begreifen, nämlich als Effekte der Auslese. Es führt umgekehrt die individuellen Anpassungen auf generelle zurück und lehrt damit die individuelle Anpassung als nur scheinbar primär begreifen. Die individuellen Anpassungsreaktionen gehen auf generelle Anpassungsmöglichkeiten zurück. Die erhaltungsgemäßen Reaktionsmöglichkeiten selber stellen die höchste Anpassung dar, und ihnen gegenüber versagt jede lamarckistische Erklärung. Wenn diese erklärt werden sollen, so können sie nicht aus sich selbst begriffen werden — etwa so, wie es der Metaphysiker Spinoza von der „Substanz“ behauptet hat —; sie können somit nicht als Anpassungen entstanden sein, sondern nur als Folgen irgendwelcher Einwirkungen auf die Erbmasse, die als solche mit Anpassung nichts zu tun haben und die ich unter dem Namen Idiokinese zusammengefaßt habe. Erst dadurch, daß gewisse Reaktionsmöglichkeiten sich als erhaltungsgemäß bewähren, werden sie zu Anpassungen gestempelt und durch Naturzüchtung ausgebreitet. Die aktive Anpassung der Einzelwesen, d. h. die Auswirkung der Anpassungsmöglichkeiten der Rasse im Einzelfall ist daher nur sekundär, die passive Anpassung durch Auslese dagegen die eigentlich primäre.

Was lehrt uns nun der Dimorphismus der Schwalbenschwanzpuppen in dieser Hinsicht? Man hat die Erscheinung der Schutzfärbung von

lamarckistischer Seite als eine Art von Farbenphotographie erklären wollen, und dieser Vergleich ist hinsichtlich der einzelnen Anpassungsreaktion ja auch in vielen Fällen ziemlich zutreffend. Nur setzt er die entsprechenden Reaktionsmöglichkeiten der Organismen bereits voraus und kann diese folglich nicht erklären. Auf die Schwalbenschwanzpuppen ist der Vergleich mit der Farbenphotographie nicht einmal anwendbar. Die grauweißschwarzen Puppen entstanden auf zumeist einfarbig braunen Flächen; ihr übereinstimmendes Streifenmuster muß also schon vorher bestimmt gewesen sein. Auch bei den grünen Puppen ist es gar nicht die Farbe der Umgebung, welche bestimmend wirkt; sie hingen ja an grauen Zweigen. Der eigentliche Grund für die grüne Farbe der Puppen ist vielmehr die Ähnlichkeit mit Blattknospen, und diese Ähnlichkeit kann nur durch Naturzüchtung erklärt werden. Da unter den unbestimmten Verhältnissen des Zuchtkastens grüne und graue Puppen nebeneinander entstanden, kann es sich nicht eigentlich um direkte Anpassung handeln; eine solche würde bei derart geringen Unterschieden der Umgebung nicht so scharf getrennte Formen ergeben können. Es kann sich somit nur darum handeln, daß die relativ geringen Unterschiede die ererbte Anpassung in zwei ganz verschiedene Richtungen leiten. Die eigentliche Anpassung ist folglich eine indirekte, die schon in der ganzen Konstitution des Schwalbenschwanzes liegt.

Einen analogen Dimorphismus der Puppen wie *Papilio machaon* L. weisen noch eine ganze Reihe anderer Papilioarten auf. Die nächstverwandte Art, *Papilio hospiton* Géné, welche im Gebirge Korsikas und Sardinien lebt, hat ebenfalls entweder grüne oder graue Puppen: nur sind die grauen ohne stärkere Streifenzeichnung ziemlich gleichmäßig gestrichelt. Die Raupe lebt an einer dillähnlichen Umbellifere (*Ruta corsica*), die zwischen Granitgestein wächst. Die Puppe, welche an diesen eintönig grauen Steinen hängen dürfte, ähnelt diesen weitgehend. Von einigen Dutzend Raupen, die ich 1908 im korsischen Gebirge sammeln konnte, erhielt ich nur graue Puppen, weil ich zur Zucht nur ein ziemlich dunkles Kistchen hatte.

Von *Papilio podalirius* L., dem Segelfalter, gibt SPULER an, daß die Puppe der Sommergeneration grün, die der Wintergeneration grau gefärbt sei; er faßt diese doppelte Färbung also als Saisondimorphismus auf. Ich glaube nun, daß die Erklärung analog wie bei machaon ist. Auch von machaon fand ich in der Sommergeneration überwiegend grüne, in der Wintergeneration graue Puppen, und im Herbst erhält man um so mehr graue, je weiter die Jahreszeit schon vorgerückt ist. Ich

möchte vermuten, daß auch der Instinkt der Raupen für die Wahl eines Aufhängungsortes dabei eine Rolle spielt. Ich glaube nämlich, daß Raupen, welche in dem Stadium vor der Aufhängung stark belichtet werden und welche demgemäß eine Tendenz zu grüner Puppenfarbe bekommen, bestrebt sein werden, an dünne Zweige zu gehen, während schwach belichtete Puppen flächenhafte Aufhängungsorte vorziehen werden. Ein solcher Instinkt würde in hohem Maße erhaltungsgemäß sein und parallel mit der Reaktionsmöglichkeit auf Licht gezüchtet werden können. Im Winter ist Grau eine bessere Schutzfarbe als Grün, und Steine oder Baumrinde bieten bessere Winterquartiere für Puppen als Blätter oder dünne Stiele. Die Raupen der Sommergeneration, welche im Juni in einer Fülle von Licht leben, werden wahrscheinlich dadurch zu grünen Puppen prädestiniert und sie wählen demgemäß ihren Aufhängungsort. Die zweite Generation lebt im August und September bei viel geringerem Licht und zieht deshalb wohl Steine und Stämme vor. Von dem Kohlweißling, *Pieris brassicae* L., hängen die Puppen der Sommergeneration an Blättern, die der Wintergeneration an Stämmen, besonders Birkenstämmen, jene sind daher grün, diese weiß mit schwarzen Punkten; es besteht aber kein scharfer Dimorphismus. Wollte man nicht eine Beeinflussung des Ortsinstinktes der Raupen durch das Licht annehmen, so würde es ganz rätselhaft erscheinen müssen, daß die Raupen gewissermaßen vorher wissen, ob sie sich auf den Winter einzurichten hätten oder nicht.

Der Dimorphismus der Puppen bildet somit wirklich eine Art von Saisondimorphismus, und zugleich wird uns dadurch dessen Wesen im allgemeinen dem Verständnis näher gebracht. Das Schulbeispiel für Saisondimorphismus ist ja der Wechsel zwischen *Araschnia levana* L. und *prorsa* L., die so stark verschieden sind, daß man sie bei ihrer Entdeckung für besondere Arten hielt. Auch dieser Dimorphismus beruht auf Modifikation; denn es gelingt mit Leichtigkeit aus Puppen der Sommerform durch Kälte Übergänge zur Frühjahrsform und sogar diese selbst zu erzielen. Im übrigen aber dürfte auch dieser Saisondimorphismus selektionistisch zu deuten sein. Die Frühjahrsgeneration im April ist ganz analog gezeichnet wie viele andere um jene Zeit fliegende Tagfalter (z. B. *Polygonia c. album* L., *Nemeobius lucina* L.), nämlich leuchtend braun mit schwarzer Zeichnung. Die Sommergeneration dagegen ist im Färbungsmuster einer Anzahl anderer Sommerschmetterlinge ähnlich (z. B. *Limenitis sibylla* L., *Satyrus circe* F.), nämlich schwarz mit weißer Binde. Aus der jeweiligen Übereinstimmung mit anderen Faltern der gleichen

Umwelt schließe ich, daß auch dieser Dimorphismus erhaltungsgemäß ist. Im Frühjahr ist wahrscheinlich die Ähnlichkeit mit dem braunen Laub des Waldbodens nützlich; bei der Sommergeneration aber handelt es sich wohl um Schreckfärbung bezw. Widrigkeitszeichen.

Von ähnlicher Art wie der Dimorphismus der Papiliopuppen ist jener gewisser Schwärmerraupen. WEISMANN hat in seinen „Vorträgen über Deszendenztheorie“ auf deren alternative Färbung hingewiesen und diese als Ausdruck zweier verschiedener Rassen gedeutet, einer phylogenetisch älteren grünen und einer jüngeren schwarzbraunen. Er erklärt die braune Färbung für die zweckmäßigere Anpassung und bringt damit die Tatsache in Zusammenhang, daß die grünen Formen im allgemeinen seltener sind; diese seien eben im Zurückgehen und Aussterben. Er sucht seine Ansicht durch den Hinweis zu bekräftigen, daß diese alternative Färbung bei einer ganzen Reihe von Arten wie *Sphinx convolvuli* L., *Acherontia atropos* L., *Deilephila elpenor* L., *porcellus* L. usw. vorkomme. Gerade dieser Umstand aber ist meines Erachtens geeignet, Bedenken gegen die Auffassung der alternativen Färbungen als Ausdruck zweier verschiedener Biotypen zu erregen. Es wäre doch höchst sonderbar, daß die grünen Formen alle gerade in demselben Stadium des Aussterbens sein sollten. Wenn sie in höherem Maße den Feinden zum Opfer fielen als die braunen, so müßten sie in wenigen Generationen so gut wie völlig verschwunden sein; das wäre ein einfaches Rechenexempel.

Mir scheint nun die Analogie mit den Schwalbenschwanzpuppen eine andere Lösung wahrscheinlich zu machen. Außerdem sprechen die Erfahrungen, welche ich mit den Raupen von *Deilephila elpenor* L. und *porcellus* L. gemacht habe, gegen WEISMANNs Auffassung. Die Raupen des Weinschwärmers, *Deilephila elpenor*, findet man vorzugsweise an Weidenröschen (*Epilobium angustifolium* L. und *hirsutum* L.); und zwar sitzen die grünen oben zwischen den grünen Blättern, die braunen aber unten am Stengel zwischen dünnen Blättern nahe der Erde. Die Raupen des kleinen Weinschwärmers, *Deilephila porcellus*, leben an Labkraut, besonders *Galium verum* L.; sie sind bei Tage regelmäßig an der Erde verborgen und demgemäß regelmäßig dunkelbraun gefärbt. Züchtet man *elpenor*- oder *porcellus*-Raupen aus den Eiern in einem Zuchtkasten, so erhält man ausnahmslos schwarzbraune Raupen, wie ich mich öfters überzeugen konnte. Würde man sie in hellem Sonnenlicht zwischen grünem Laube züchten, was aber technisch recht schwierig ist, so würde man vermutlich nur grüne erhalten. Ich vermute nämlich, daß die Be-

stimmung der Farbe vor der Häutung erfolgt; geht diese unten am Boden vor sich, so wird das nächste Kleid der Raupe braun, geschieht sie oben in den Blättern, wird es grün. Die *elpenor*-Raupen sind im Freien in der Regel bis zur letzten Häutung grün; sie bleiben bis dahin zwischen den grünen Blättern; nach dieser Häutung ist ein Teil braun, der andere grün; Übergänge sind selten. Die *porcellus*-Raupen, welche in der Regel an kleinen kümmerlichen Pflanzen leben, sind von Jugend an braun; grüne kommen nur höchst selten vor.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei zwei anderen Schmetterlingsgattungen. Es gibt in Deutschland an Eichen zwei Arten „rote Ordensbänder“ (*Catocala sponsa* L. und *promissa* Esp.). Züchtet man diese aus Eiern, so erhält man regelmäßig graubraune Raupen. Im Freien dagegen kommen die Raupen in zwei verschiedenen Formen vor; besonders schön ist dieser Dimorphismus bei *Catocala promissa* ausgesprochen. Die Raupen ruhen bei Tage lang ausgestreckt an Zweigen und Stämmen; an graubraunen Stämmen sind auch die Raupen graubraun und sehr schwer zu sehen, zumal sie auch noch mittels kleiner Auswüchse die Unebenheiten der Rinde nachahmen. An flechtenbewachsenen Stämmen sieht die Raupe ganz anders aus, nämlich grünlich-weißlich mit dünner dunkelbrauner Rieselzeichnung, so daß täuschend das Bild von Baumflechten mit ihren dunklen Einschnitten und Schatten nachgeahmt wird.

Ganz ähnlich verhält sich die Raupe eines Spinners, *Poecilocampa populi* L., die ich ebenfalls vorzugsweise an Eichen beobachtete. Auch diese ist an braunen Stämmen einfach braun, an flechtenbewachsenen aber grauweiß mit dunkelolivbrauner Zeichnung. Beide Formen sind sehr schwer zu sehen, wenn sie in der Ruhe wie die Catocalenraupen auf den entsprechenden Rindenteilen hingestreckt sitzen. In der Zucht erhielt ich auch bei dieser Art ausschließlich braune Raupen, während im Freien die mit Flechtenzeichnung gerade wie bei den Catocalen eher überwiegen.

Der Dimorphismus erstreckt sich übrigens nur auf die Oberseite der Raupen. Die Unterseite der *populi*-Raupe ist lebhaft bunt, orange mit schwarzen Tupfen. Es ist eine oft wiederkehrende Schreckzeichnung, die sich z. B. auch auf der Unterseite von Salamandern und Kröten findet und die bei den Raupen erst in Funktion tritt, wenn sie angerührt werden, sich fallen lassen und mit schlagenden Bewegungen wälzen. Die Unterseite der Catocalenraupen ist bläulichweiß mit grauschwarzen Tupfen; auch dies dürfte eine, wenngleich weniger aus-

gesprochene. Widrigkeitszeichnung sein. Während bei beiden Gattungen die Oberseite eine wechselnde Schutzfärbung darbietet, hat die Unterseite immer dieselbe Schreckfärbung; und gerade dieser Umstand spricht sehr zugunsten der selektionistischen Auffassung dieser Anpassungen. Auf der Oberseite ist offenbar die verbergende Schutzfärbung wirksamer; auf der Unterseite wäre sie nutzlos, und sie ist hier daher durch auffällige Schreckfärbung ersetzt.

Die Fälle von ausgesprochenem Dimorphismus auf der Grundlage der Modifikation dürften mit den genannten in unserer heimischen Falterwelt so ziemlich erschöpft sein. Außer diesen aber gibt es zahlreiche Fälle von Dimorphismus, die auf Mendelscher Spaltung beruhen. So kommt der Ringelspinner, *Malacosoma neustria* L., überall in einer rotbraunen und in einer graugelben Form vor; von dem gewöhnlich weißen Birkenspanner, *Amphidasis betularia* L., gibt es eine schwarze Form, von der gewöhnlich rostgelben *Angerona prunaria* L. auch eine braune Form. Von *Colias edusa* E. gibt es neben den gewöhnlichen rotgelben Weibchen auch weiße, von *Colias palaeno* L. neben den weißen auch gelbe. Der Kaisermantel, *Argynnis paphia* L., hat neben den gelblich olivbraunen Weibchen auch dunkel grüngraue. Bei andern Arten ist der Dimorphismus auf das männliche Geschlecht beschränkt; so gibt es neben den braunen Männchen des „Graselephanten“, *Cosmotriche potatoaria* L., auch gelbe; von *Nemeophila plantaginis* L., einem bekannten kleinen Bären, hat das Männchen in der Regel Hinterflügel von gelber Grundfarbe; es gibt aber auch solche mit weißer Grundfarbe. Man erhält oft beide Formen aus derselben Zucht; andererseits kommt stellenweise auch nur die eine oder nur die andere Form vor. Auch der sexuelle Dimorphismus und die Geschlechtsverschiedenheit selber beruht ja bei den Schmetterlingen wie bei fast allen Tieren auf mendelnder Grundlage. Die zuletzt genannten Fälle von Dimorphismus stellen echte Rassenunterschiede dar, während man auf den Dimorphismus der Schwärmerraupen und Schwalbenschwanzpuppen höchstens die — allerdings nicht sehr treffenden — Bezeichnungen „Zwischenrasse“ oder „Halbrasse“ anwenden könnte.

Außer den Fällen eigentlich dimorpher Modifikationen gibt es bei den Schmetterlingen eine große Zahl von Beispielen starker Modifizierbarkeit, ohne daß dabei ein ausgesprochener Dimorphismus herauskommt. Die erwähnten Farbenunterschiede bei der Puppe des Kohlweißlings gehören dahin. Die Puppen einer Reihe von Arten der Gattungen *Vanessa* und *Argynnis* verhalten sich ähnlich. Die Raupe des Pappelschwärmers, *Smerinthus populi* L., ist an Zitterpappeln gewöhnlich gelbgrün, an Schwarz-

pappeln lebhaft grün; an Silberpappeln fand ich sie grünlichweiß. Ähnlich ist die Raupe des verwandten Abendpfauenauges, *Smerinthus ocellata* L., verschieden nach der Umgebung gefärbt. Die Raupe des „Bürstenbinders“ *Dasychira pudibunda* L., hat an sonnenbeschienenen Zweigen eine hell grünlichgelbe Bürstenbehaarung; in schattigen Wäldern fand ich sie öfter graubraun; bei der Zucht im Kasten erhielt ich sie in Anzahl dunkelgrau. Diese Beispiele ließen sich noch beliebig vermehren. Da ich dieselben gelegentlich mehr sportlicher als wissenschaftlich-systematischer Tätigkeit fand, machen meine Ausführungen keinen Anspruch auf eine abschließende Lösung der angeschnittenen Fragen; ihr Zweck ist mehr, die experimentellen Biologen auf diese Gegenstände hinzuweisen. Besonders der Dimorphismus der Schwärmerraupen und der Schwalbenschwanzpuppen dürfte noch interessante Aufschlüsse versprechen. Gerade für die biologischen Forschungsinstitute dürften diese dankbare Versuchsobjekte bieten, und meine Hoffnung ist, daß die Ergebnisse dazu beitragen mögen, der Periode der Unterschätzung des WEISMANNschen Prinzips ein Ende zu machen. WEISMANN selbst hat leider zu sehr die ausgebildeten Eigenschaften als solche erblich genommen. Gerade aber die Auffassung der Erblichkeit als Weitertragen der Reaktionsmöglichkeiten der Vorfahren durch die Nachkommen ist meines Erachtens geeignet, die Wahrheit des Kerns der WEISMANNschen Lehre in um so helleres Licht zu rücken: Alle Anpassung beruht im letzten Grunde auf Auslese.

Zum Schluß fasse ich das, was ich als positives und gesichertes Ergebnis meiner Ausführungen ansehe, kurz zusammen: Der Dimorphismus der Schwalbenschwanzpuppen beruht nicht auf der mendelnden Erblichkeit von Rassenunterschieden, sondern auf reiner Modifikation.

Referate.

Metz, Charles W. Chromosome studies on the Diptera II. The paired association of chromosomes in the Diptera, and its significance. Journal Experim. Zoolog, vol. 21, p. 213—280, 8 pl., 1916.

Die bekannte Hypothese Montgomerys besagt uns, daß von dem diploiden Chromosomensatz eines Kernes die eine Hälfte der Chromosomen väterlichen, die andere mütterlichen Ursprungs ist. Und Strasburger hatte ja dann geglaubt, daß auch allgemeiner in der Lagerung der Chromosomen zum Ausdruck komme, wie eine Art von gegenseitiger Anziehung schon während der somatischen Kernruhe und Teilung bestehe. Genauere Untersuchungen zeigten indes, daß es sich hier höchstens um Spezialfälle handeln könne und eine allgemeine „paarweise Lagerung“ der somatischen Chromosomen nicht existiere.

Für zoologische Objekte hatte vor allem Miß N. M. Stevens auf gewisse Insekten mit „Heterochromosomen“ und ihre Bedeutung für das in Frage stehende Problem aufmerksam gemacht.

Verf. nimmt jetzt die Anregungen auf und prüfte an mehr als 80 Spezies von Dipteren die Chromosomenlagerung. Und da ergab sich die ganz eindeutige Tatsache, die auch durch eine große Reihe sorgfältiger Zeichnungen belegt wird, daß fast überall zwei gleichgroße resp. gleichförmige Chromosomen Paare bilden. Freilich ließen sich diese Phänomene nur während der Mitosen, hier aber von der frühesten Prophase bis zu den letzten Stadien der Anaphase demonstrieren, während Telophasen und Ruhekerne dafür ungeeignet waren. Aber dafür konnte Verf. die Gesetzmäßigkeit in allen Geweben vom Ei bis zum erwachsenen Tier beobachten.

Selbst eine Folgerung, die für pflanzliche Objekte zwar gezogen, aber kaum so klar je realisiert ist (siehe des Ref. Zusammenstellung in Progr. rei bot. V., p. 248), daß nämlich bei Polyploidie mehr als zwei Chromosomen zu einem „Paare“ zusammentreten und sich Gruppen von 4, 8 usw. Chromosomen infolge ihrer „Gleichheit“ zusammenfinden müssen, trat bei den Objekten des Verf. deutlich zutage.

Gewiß werden sich auch bei sorgfältigster Prüfung andere Tiere abweichend verhalten, d. h. die „Affinität der homologen Chromosomen“ wird nicht so klar in Erscheinung treten. Aber daß überhaupt irgendwo der „Idealfall“ noch so schematisch sich vorfindet, ist sicher sehr bedeutsam und veranlaßte den Ref., an dieser Stelle auf die Arbeit des Verf. hinzuweisen.

G. Tischler.

Newman, H. H. The Modes of Inheritance of Aggregates of meristic (integral) Variates in Polyembryonic Offspring of the Nine-Banded Armadillo. The Journ. of Exper. Zool. Vol. 15, 1913, p. 145—181.

Die prinzipiell wichtigsten Tatsachen, die dieser Arbeit zugrunde liegen, liefern zum größten Teil die folgenden Vorarbeiten:

1. Fernandez, M., Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere. Morph. Jahrbuch, Bd. 39, 1909, p. 302—333.
2. Newman and Patterson, Development of the Nine-Banded Armadillo. Journ. of Morph. Vol. 21, 1910, p. 360—411.
3. Newman and Patterson, The Limits of Hereditary Control in Armadillo Quadruplets. Ebenda, Vol. 22, 1911, p. 855—917.
4. Patterson, Polyembryonic Development in *Tatusia Novemcincta*. Ebenda, Vol. 24, 1913, p. 560—648.

Schon längst war bekannt, teils aus Angaben der einheimischen Bevölkerung, teils aus Beobachtungen mehrerer Naturforscher, daß sämtliche Individuen eines Wurfes der Gürteltiere gleichgeschlechtlich sind. Diese Beobachtung scheint ausnahmslos zu stimmen. Newman und Patterson besitzen allein 150 gravide Uteri mit durchwegs gleichgeschlechtlichen Embryonen. Ebenfalls war schon lange bekannt, daß zwar jeder Embryo ein besonderes Amnion besitzt, daß aber nur ein einheitliches Chorion vorhanden ist; und schon Jhering (1885/86) sprach die Ansicht aus, daß sämtliche Embryonen eines Wurfes sich aus einem Ei entwickeln. In seiner schönen Arbeit erbringt Fernandez (1909) den Beweis dafür. Stets ist zu Beginn der Trächtigkeitsperiode eine einheitliche Keimblase, ein einheitlicher Embryo vorhanden. Die Sonderung in mehrere Embryonen scheint nach Fernandez erst sich zu vollziehen, nachdem der Keim sich mindestens in einen Träger und die primären Keimblätter differenziert hat. Im Innern der äußerlich einheitlichen Keimblase liegen meridional bei *Tatusia hybrida* Desm. 7—12 Embryonen mit getrennten Amnionhöhlen, die durch Ausstülpung von einer anfangs gemeinsamen Amnionhöhle entstanden sind.

Patterson (1913) gelingt es, an *Tatusia novemcincta* einige neue Beobachtungen über die erste Entwicklung herbei zu schaffen. Ein Wurf von *Tatusia novemcincta* besteht fast immer (in 90%) aus vier Embryonen, gelegentlich sind weniger vorhanden, nur ausnahmsweise mehr; unter 70 Würfen besaßen nur drei fünf Embryonen. Immer ist anfangs eine einheitliche Blastula vorhanden. Die bildet nach rechts und links je ein Divertikel oder „Knospe“. Wie von hier aus die Entwicklung weiter geht, ist nicht sicher gelegt. Erst scheint die Wandung der primären „Knospe“ sich zu verdicken und von der Spitze der primären Divertikel aus findet eine Spaltung statt in zwei sekundäre Divertikel. Die vier neuen Divertikel besitzen je einen Keimstreifen.

Da die Embryonen schon intrauterin ihren Panzer vollständig fertig anlegen, benutzten Newman und Patterson (1911) das günstige Material zu sorgfältigen Studien über blastogene Variation. Die Zahl der Hautskelettstücke, Schilder, der neun Gürtel von *Tatusia novemcincta* variiert zwischen 517—625; Ergebnis einer Auszählung an 500 erwachsenen Individuen (1911). Ganz anders sind die Verhältnisse bei den Embryonen eines Wurfes. Hier beträgt die mittlere Differenz in der Zahl der Platten der Gürtelregion nur zwölf. Sie beträgt sogar nur drei, wenn wir die Individuen eines Paares — zwei der Vierlinge (I—II) liegen links im Uterus und sind befestigt an der-

selben seitlichen Plazenta, zwei (III—IV) liegen rechts, wieder mit einer Plazenta — vergleichen.

Das Material war wie geschaffen für Behandlung mit den Methoden der Biometrik. Der Korrelationskoeffizient für einen ganzen Wurf beträgt (1911, 20 Würfe zur Verfügung) 0,9384. So weit wir die Zahl der Skelettplatten betrachten, sind also 93,48% davon erblich fixiert. Der Rest unterliegt der Einwirkung der verschiedenen epigenetischen Faktoren. Betrachten wir nicht den ganzen Wurf, sondern einzelne Paare, so beträgt

der Korrelationskoeffizient für echte Paare I—II, III—IV = 0,9517,
 „ „ „ falsche „ I—III, II—IV = 0,9393,
 „ „ „ „ I—IV, II—III = 0,9270.

So hohe Korrelationskoeffizienten sind nur bekannt für Variation etwa zwischen Links und Rechts eines symmetrischen Organismus, also für interindividuelle Variation. Die Vierlinge sind also als Teile eines Individuums anzusehen, wobei die Übereinstimmung zwischen dem echten Paar links und rechts besonders hervorzuheben ist. — Sehr beachtenswert sind die Angaben über das Vorkommen von Abnormitäten im Hautskelett der Vierlinge. Bald verhalten sich alle vier Embryonen eines Wurfes gleich, an derselben oder fast derselben Stelle eines Gürtelbandes zeigen alle vier dieselbe Abnormität, bald ist weder die abgeänderte Stelle noch die Art der Abnormität genau fixiert. Da die vier Embryonen aus einem Ei stammen, sollte man Gleichheit erwarten. Das trifft nicht zu. Diese Tatsache, ferner der nicht zu leugnende nähere Zusammenhang zwischen den Individuen I—II, dem linken Paar, und zwischen III—IV, dem rechten Paar, bringt die Autoren (1910/11) auf die Vermutung, daß die vier Embryonen von den vier Zellen des Vierblastomerenstadiums abzuleiten wären, und zwar so, daß die eine Zelle des Zweiblastomerenstadiums dem linken Paar den Ursprung gibt, die andere dem rechten Paar. Die Verschiedenheiten der Embryonen würden zurückzuführen sein auf inäquale Furchungsteilungen — denn, daß äußere Einflüsse die verschiedene Zahl der Platten hervorrufen, ist nicht gut denkbar. Zudem zeigt es sich, daß bei gelegentlichen Größenunterschieden zwischen den Embryonen eines Wurfes ein Unterschied in der Plattenzahl nicht konstatierbar ist, Ernährung oder ähnliche Faktoren also keine Rolle spielen; ferner Abnormitäten im Hautskelett gelegentlich bei mehreren Individuen eines Wurfes genau an derselben Stelle und in gleicher Art auftreten —. Die erste Furchungsteilung wäre die inäqualste. Bei der zweiten Teilung würde der Teilungsmechanismus sorgfältiger arbeiten, deshalb die größere Übereinstimmung zwischen den Individuen eines Paares, als zwischen links und rechts. (Die einleitend kurz geschilderte erste Anlage der vier Keimstreifen nach Patterson ist allerdings nicht derart, daß sie diese Annahme in ihrem ganzen Umfange wahrscheinlich macht. Ref.)

Einzig das Geschlecht ist unabänderlich erblich fixiert. Die Autoren berichten vorläufig über Geschlechtschromosomen. Das Weibchen hat 32 Chromosomen, das Männchen 31. Besitzt ein befruchtetes Ei den männlichen Chromosomensatz, so werden sämtliche Individuen desselben Wurfes die männliche Garnitur erhalten und deshalb ausschließlich Männchen werden.

Der letzten Arbeit, Newman 1913, liegt ein sehr großes Material zugrunde, 56 männliche Würfe und 59 weibliche. Die alten Resultate werden aber nicht prinzipiell verändert, wohl aber in mancher Beziehung erweitert. Es werden andere Regionen des Panzers in Rechnung genommen. Dabei ergibt sich für den ganzen Panzer der Vierlinge ein Korrelationskoeffizient von 0,9. Da die Behandlungsweise einseitig biometrisch ist, mag es genügen,

— um die Art der Schlußfolgerungen der „Beweisführungen“ zu charakterisieren — wenn ich zwei Beispiele herausgreife.

Ein Vergleich der Plattenzahl in der Gürtelregion der Mütter (es wurden trüchtige Tiere eingefangen; die Väter natürlich fehlen) mit der ihrer Kinder ergibt folgende Resultate:

Mittlere Plattenzahl der Mütter	= 559	Korrel.-Koeffiz.
„ „ ihrer männlichen Nachkommen	= 558,62	0,5522,
„ „ der Mütter	= 559,8	Korrel.-Koeffiz.
„ „ ihrer weiblichen Nachkommen	= 559,05	0,5638.

„There is no sexual dimorphism or sex limitation in the inheritance of the characters in question. Indirectly this goes to support the assumption that the fathers and mothers have an equal influence on the determination of the scute numbers and hence that a study of the modes of inheritance based solely on the mothers is likely to reveal all the fundamental facts of inheritance“ S. 159.

Betrachten wir Einzelfälle, so zeigt sich folgendes:

1. Die Plattenzahl der Embryonen eines Wurfes kann der der Mutter gleichen z. B. Mutter 574, die vier Foeten 574, 579, 571, 576 (Mittel 575).
2. Die väterliche Zahl ist augenscheinlich dominant (Vater immer unbekannt!) z. B. Mutter 581, die vier Föten 554, 559, 550, 559. Wahrscheinlich hat der Vater zirka 556.
3. Gemischte Fälle, ein Paar kann der Mutter, das andere dem Vater gleichen, oder ein Individuum gleicht der Mutter, die andern dem Vater und umgekehrt oder es gleicht überhaupt kein Individuum der Mutter und dennoch variieren die Zahlen, z. B. Mutter 561, die vier Föten 549, 560, 547, 546; oder Mutter 552, die vier Föten 536, 533, 540, 540.

Für das letzte Beispiel kann man annehmen, daß der Vater 533 Platten besitzt, die Embryonen mit 540 könnten halbseitig väterlich, halbseitig mütterlich sein.

„I am convinced, after much study of the data, that these large aggregates of meristic variates are inherited, as are many substantial characters, according to the laws of alternative inheritance“ (!) S. 162.

J. Seiler, Berlin-Dahlem.

Newman, H. H., Modes of Inheritance in Teleost Hybrids. The Journ. of Exper. Zool. Vol. 16, 1914, p. 447—489.

Der Verfasser korrigiert im wesentlichen seine früheren Angaben (08, 10), daß artfremde Spermatozoen eine Entwicklungsbeschleunigung hervorrufen, dahin, daß sie sowohl eine Beschleunigung (*Fundulus diaphanus* \times *F. heteroclitus*; *F. heteroclitus* \times *F. majalis*), als auch eine Verlangsamung (*F. diaphanus* \times *F. majalis*) der Furchung und späteren Entwicklung hervorrufen können, und daß wir es hier nicht mit einer Vererbungserscheinung zu haben, denn ein Spermatozoon einer sich rascher entwickelnden Art kann in einem artfremden Ei eine Verlangsamung hervorrufen oder umgekehrt, ein Spermatozoon einer langsam sich entwickelnden Form ruft eine Beschleunigung hervor. Der Rhythmus der Bastardentwicklung von *Cyprinodon* \times *Fundulus* ist immer verzögert. Der Verf. gibt noch einige Angaben über den Pigmentcharakter der Hybriden.

J. Seiler.

Newman, H. H. Development and Heredity in Heterogenic Teleost Hybrids.
 The Journ. of Exper. Zool. Vol. 18, 1915, p. 511—576.

Der Verf. bringt eine Fülle von Mitteilungen über die Frage der Hybridisationsmöglichkeiten bei Fischen. Er berichtet über 78 Kreuzungen mit Vertretern verschiedener Gattungen, die derselben Familie angehören, z. T. aber verschiedenen Familien, ja verschiedenen Sub-Ordnungen oder selbst Ordnungen angehören. Die naheliegende Vermutung, daß der Erfolg einer Kreuzung abhängig sei von dem Grade der Blutsverwandtschaft, trifft nicht zu. Artkreuzungen, oder Kreuzungen mit Gattungen, die nahe verwandt sind (*Cyprinodon* \times *Fundulus* z. B.), können erfolglos sein, während weit auseinanderstehende Formen lebensfähige Larven ergeben. Die Faktoren, von denen der Erfolg abhängig ist, scheinen bedingt zu sein in der spezifischen Beschaffenheit der Keimzellen. So gelingt es z. B. nur selten, die Eier von *Fundulus majalis* bei Bastardbefruchtung zur Entwicklung zu bringen. Ähnlich verhält sich *Apeltes*, *Cyprinodon*. Günstiger erweist sich *Fundulus heteroclitus*. Auch scheint es, daß manche Spermienarten größeren Erfolg haben als andere, z. B. *F. heteroclitus*-, *Menidia*-, *Poronotus*-Spermien ergaben gute Resultate; *Stenotomus*-, *Cyprinodon*-, *Tautoga*-Spermien schlechte.

Der Entwicklungsrhythmus der einzelnen Formen scheint keine Rolle zu spielen. Wohl gelingen Kreuzungen mit Formen, die die gleiche Entwicklungsdauer haben, im allgemeinen besser. Aber nicht ohne Ausnahme: so verläuft die Entwicklung von *Menidia* \times *Poronotus* normal und gut, trotzdem die erste Form bis zum Schlüpfen zwei Wochen gebraucht, die zweite nur zwei Tage.

Dieselben Ursachen scheinen auch für den verschiedenen Erfolg reziproker Kreuzungen verantwortlich zu sein.

Die Feststellung Loeb's (1912), daß Gattungsbastarde rein mütterlich sind, das Spermatozoon deshalb nur als Entwicklungserreger eine Rolle spielen kann, wird widerlegt durch die Beobachtung von Bastardlarven mit väterlichen Charakteren. Allerdings sind all die erfolgreichsten Kreuzungen, in welchen Larven es bis zum Schlüpfen bringen, fast rein mütterlich. Weniger erfolgreiche weisen aber sowohl mütterlichen als auch väterlichen Einfluß in verschiedener Abstufung auf.

J. Seiler.

Morris, Margaret. The Behavior of the Chromatin in Hybrids between *Fundulus* and *Otenolabrus*.
 Journ. of Exper. Zool. Bd. 16, 1914, p. 501—522.

Fundulus hat stäbchenförmige Chromosomen, *Otenolabrus* mehr oder minder kugelige. Beide Arten von Chromosomen bleiben in der ersten Furchungsteilung im Bastard getrennt: erst in der Telephase der ersten Furchungsteilung verschmilzt der väterliche Kernanteil mit dem mütterlichen. Die beiden Arten von Chromosomen bleiben aber in allen späteren Teilungen erkennbar. Nach 24 Stunden ungefähr sterben die Embryonen ab. Eine Elimination des väterlichen Chromatins (Kupelwieser 09, Baltzer 10, Tennent 12) findet nicht statt.

J. Seiler.

Mitchell and Powers. Transmission through the resting egg of experimentally induced characters in *Asplanchna amphora*.
 The Journal of Experimental Zoology 1914. Vol. 16, p. 347—395.

Die Frage, ob die Modifikationen bei *Asplanchna amphora*, die auch künstlich, besonders durch Nahrungseinflüsse, hervorgerufen werden können, auch

über das Parthenogenesisstadium erblich sind oder nicht, veranlaßte die Verff. zu den hier beschriebenen, eingehenden Untersuchungen. Die drei, in der Natur sehr häufigen, aber regellos erscheinenden Typen sind so verschieden, daß man sie für verschiedene Spezies halten könnte. Dies wäre aber nur gerechtfertigt, wenn sich feststellen ließe, daß die Modifikation des parthenogenetischen Eies — denn als solche werden die Variationen aufgefaßt — auch durch die sexuelle Fortpflanzung nicht gestört oder vernichtet wird, wie es zunächst den Anschein hat. Durch die hier im einzelnen angeführten Experimente stellte es sich heraus, daß die einmal induzierte Form, ebenso wie bei den parthenogenetischen Abkömmlingen, durch die aus befruchteten Eiern hervorgegangenen Generationen übertragen wird, man es also mit Vererbung zu tun hat. Eigentümlich ist, daß plötzlich, ohne sichtbare Ursache, Generationen auftreten können, in denen die bisher konstante Form ausgelöscht und durch eine andere vertreten ist. Nach ein bis mehreren Generationen tritt Rückkehr zur ersten Form ein. Verff. deuten auf regressive und dominierende Faktoren hin, sagen aber selbst, daß die Erscheinungen hier sehr verschieden von den sonst dabei üblichen sind. Im Vergleich zu denselben Vorgängen bei Protozoen tritt bei dem hier besprochenen Rotator durch den Sexualakt keine Verjüngung oder Kräftigung der Individuen ein, vielmehr scheinen parthenogenetische und sexuelle Abkömmlinge völlig gleichwertig zu sein.

Es ist wahrscheinlich, daß *Asplanchna amphora* an verschiedenen Orten in verschiedener Form vorkommt — je nach den Verhältnissen — je günstiger, desto höher entwickelt. Der höchste, der campanulata-Typus tritt nur unter den äußerst günstigen Verhältnissen, die eine enorme Vermehrung hervorrufen, auf und wird nie auf alle Nachkommen übertragen, sondern nur auf einen Teil. Ob man bei der ganzen Erscheinung von Speziesbildung sprechen kann, konnte nicht festgestellt werden, da in den acht Monaten der Versuchsdauer keine Form völlig stabil zu erhalten war.

v. Graevenitz.

Boring, Alice M. and Pearl, Raymond. The odd Chromosome in the Spermatogenesis of the domestic Chicken. Journ. of Exper. Zool. Jan. 1914, Vol. 16, p. 53—84.

Seit den Mitteilungen von Guyer (09, 10), der über unpaare Geschlechtschromosomen beim Haushuhn (09) (Langshan-Rasse), Perlhuhn (09) und Taube (10) berichtete, mochte man die Vögel zu denjenigen Tierklassen zählen, die im männlichen Geschlechte digametisch sind, zweierlei Spermatozoen bilden.

Alle experimentellen Vererbungsarbeiten mit Vögeln — es ist eine sehr große Zahl, welche die Autoren aufzählen — kamen dagegen übereinstimmend zu dem Resultat, daß das weibliche Geschlecht das heterozygotische sein müsse auf Grund der Übertragungsweise der geschlechtsgrenzt vererbten Eigenschaften. Die Zahl der Vererbungsarbeiten ist so groß und ihr Beweismaterial so erdrückend, daß Zweifel über die Richtigkeit der zytologischen Angaben auftauchen, die die Autoren veranlassen, die Frage zu überprüfen, ob beim Haushuhn ein X-Chromosom vorhanden ist.

Nun war schon aus den Guyerschen Arbeiten zu ersehen, daß die zytologischen Verhältnisse der Vögel nicht günstig sind, d. h. daß es nicht leicht ist, das Material in technischer Beziehung (Fixation!) zu beherrschen. Deshalb versuchen die Verfasser, ihre Frage auf statistischem Wege zu lösen.

„In difficult cytological material, such as this, one can prove anything one wants, by picking out certain cells and ignoring all others. The only way to find out the real facts is to study a larger number of cells and find out what happens in the majority.“

Von 1003 Spermatozyten besitzen 81 Zellen ein Element, das man eventuell als X-Chromosom ansehen könnte. Da der fragliche Körper aber sowohl variiert, was Form und Größe anlangt als auch bald in der ersten, bald in der zweiten Reifeteilung sich zeigt, so kann es sich unmöglich um ein X-Chromosom handeln. Das steht zweifellos sicher.

Da die Chromosomenzahl aber nicht festgestellt werden konnte, auch nicht einmal schätzungsweise, so bleibt die Frage, ob ein X-Chromosom vorhanden ist oder nicht, im Grunde genommen ungelöst und die alten Widersprüche zwischen den zytologischen und experimentellen Ergebnissen bleiben leider bestehen; denn wir wissen zur Genüge, daß das Verhalten der X-Chromosomen während der Reifeteilungen bei ein und derselben Form recht variabel sein kann, und da Guyer das Vorhandensein von X-Chromosomen zahlenmäßig belegt, können seine Angaben auch nur so widerlegt werden.

J. Seiler.

Maas, Otto. Versuche über Umgewöhnung und Vererbung beim Seidenspinner. Arch. Entwickl. d. Organismen, XLI. Bd., 1915, p. 672—727.

Der Autor nimmt die alten Versuche (Harz 1891, Tichomiroff usw.), die Raupen des Seidenspinners an eine andere Nährpflanze als die Blätter des Maulbeerbaumes zu gewöhnen, wieder auf. Die einzige Pflanze, die Erfolg verspricht, ist die Schwarzwurzel, deren Blätter die Tiere, wenn auch widerwillig, nehmen, und nach den alten Angaben schon in wenigen Generationen sich ganz daran gewöhnen. — Die Versuchsanordnung mag wohl stark beeinflußt sein von dem Wunsch nach einem Erfolg für die Praxis. Darunter leidet die wissenschaftliche Brauchbarkeit der Ergebnisse sehr.

Da die verschiedenen Kulturrassen des Seidenspinners recht verschieden anspruchsvoll sind, was das Futter anlangt, schien es dem Autor notwendig zu sein, von mehreren Rassen auszugehen. Sie wurden verschieden gefüttert, entweder ganz mit Schwarzwurzel ($= S$), oder bis zur vierten Häutung mit S , von da ab mit Maulbeerblättern ($= M$), was der Quantität nach etwa $\frac{1}{2} S$ und $\frac{1}{2} M = \frac{1}{2} SM$ ausmacht. Das benutzte Material — Italiener, Japaner, Tessiner Rasse, *Theophila mandarina*, der wilde Seidenspinner — ist nach den Angaben des Verf. nicht rein im vererbungstheoretischen Sinne und bald wird mit Populationen gearbeitet, bald mit „reinen Linien“. Auch ist die Zuchtmethode nicht konsequent, zum Teil wird von den verschiedenen Züchtern — um Fehlerquellen zu vermeiden, wie der Autor meint, wird an verschiedenen Orten gezüchtet, München, Hannover, Nürnberg — extensiv gezüchtet, d. h. die Einzelzuchten mit möglichst vielen Exemplaren geführt, oder es wird intensiv gezüchtet, die Einzelzuchten mit wenigen Tieren.

In der Benutzung der verschiedenen Rassen bei den Kreuzungen ist kein Plan erkennbar. Summarische Bemerkungen über die Ergebnisse mögen genügen.

„Die Beurteilung der Ergebnisse geschieht nach statistischer Methode durch den Vergleich der Zahl der ausgeschlüpften, fortkommenden und einspinnenden Raupen, ferner durch den Vergleich der benötigten Zeit nach Daten der Häutung und des Einspinnens, und nach der allgemeinen Güte und Fadenstärke des Kokons: ferner indirekt durch die Kopulationsfähigkeit

der Falter, die Ergiebigkeit der Gelege, das Angehen der Eier bis zur Schlüpfähigkeit der neuen Raupen.“

Nach der elterlichen Fütterung ergeben sich folgende F_1 -Zuchten:

1. $S \times S$; 2. $S \times \frac{1}{2} SM$; $\frac{1}{2} SM \times S$; 3. $S \times M$; $M \times S$;
4. $\frac{1}{2} SM \times \frac{1}{2} SM$; 5. $\frac{1}{2} SM \times M$; $M \times \frac{1}{2} SM$; 6. $M \times M$.

Um eine Weiterführung der elterlichen S-Belastung zu erzielen, wird mit S gefüttert. Ein Unterschied zwischen den reziproken Kreuzungen besteht nicht. Zwischen den sechs erwähnten Stufen besteht eine proportionale Verschiedenheit im Durchhalten. Am besten gedeiht natürlich die Zucht, deren Eltern mit M gefüttert wurden (6.); am nächstbesten geht 5. usw. Am schlechtesten läßt sich 1. weiterfüttern.

Auch F_2 wird mit S gefüttert. Dabei ergibt sich wieder, daß die Verschiedenheit der großelterlichen S-Belastung bei der Aufzucht deutlich hervortritt, das Gedeihen steht im umgekehrten Verhältnis zur S-Belastung.

Eine Änderung des Futterinstinktes in diesen drei Generationen ist bei den reinen S-Tieren insofern wahrnehmbar, als sie nach der vierten Häutung gemischtes Futter, S und M wahllos aufzehren, während die Zuchten mit M-Großeltern und Eltern bei Darreichung von M nach der vierten Häutung das S-Futter sofort verschmähen.

J. Seiler.

Peters, Dr. W. Über Vererbung psychischer Fähigkeiten. Statistische und experimentelle Untersuchungen. 198 S. Fortschritte der Psychologie und ihrer Anwendungen, herausgegeben von Prof. Dr. Karl Marbe. III. Band, 4.—6. Heft. B. G. Teubner, Leipzig-Berlin.

Die Arbeit besteht aus zwei Teilen; der erste Teil bringt statistische, der andere experimentelle Untersuchungen. Die statistischen Untersuchungen basieren auf einer Vergleichung der Schulzeugnisse von Kindern, Eltern und Großeltern, die experimentellen auf Versuchen, die an Schulkindern ausgeführt wurden, und die den Zweck hatten, die Intensität der Geschwisterähnlichkeit festzustellen. „Die Untersuchung der Geschwisterähnlichkeit ist ja heute der einzige aussichtsvolle Weg, um den Fragen der psychischen Vererbung mit Hilfe des Experiments beizukommen.“

Um die statistischen Untersuchungen zu rechtfertigen, setzt sich Verf. mit Johannsen auseinander. Es sei zwar richtig, daß individuelle Gesetze der Vererbung das Ideale sind; „wo solche aber durch die Kompliziertheit des Materials und durch die Unmöglichkeit, biologische Vererbungsexperimente auszuführen, niemals (?) ganz zu erreichen sind wie beim Menschen, sind Durchschnitts- und Massengesetze immer noch besser, als überhaupt keine. Insbesondere dürfte die psychologische Vererbungsforschung wegen der Unsicherheit psychischer Messung stets auf die statistische Verarbeitung des gewonnenen Materials beschränkt bleiben.“ Johannsens Einwand, daß Pearsons statistische Methode „ein Zusammenwerfen ohne Prüfung im einzelnen“ bedeute, vergift, daß es ein Gesetz der großen Massen gibt. „Wenn es gelingt, durch das Zusammenwerfen von Tatsachen allgemeine Vererbungsgesetze zu finden, Gesetze, die dann freilich Massen- und Durchschnittsgesetze und nicht individuelle Gesetze sind, dann hat sich das Zusammenwerfen gerechtfertigt. Und damit hat die statistische Methode ihre Existenzberechtigung neben der biologischen erwiesen.“

Den wichtigsten Fortschritt der statistischen Vererbungsforschung in methodischer Hinsicht stellen nach Verf. die modernen Methoden der Korrelationsforschung dar. Als Korrelationsmaße wurden benutzt: der Bravais-

Pearsonsche Korrelationskoeffizient, der Spearmansche Rangordnungskoeffizient, der Pearsonsche und der Yulesche Vierfelderkoeffizient und der Pearsonsche Kontingenzkoeffizient. Außer diesen Korrelationsmaßen bringt Verf. aber auch noch Tabellen in der älteren Weise der Statistik.

Mit Hilfe dieser Methodik läßt sich feststellen, daß bei allen drei Generationen, also bei Kindern, Eltern und Großeltern, die Häufigkeitsverteilung der einzelnen Schulnoten ungefähr dieselbe ist. Berücksichtigt man die alltägliche Erfahrung der Lehrer, daß der „Schulwille“ bei den Mädchen im allgemeinen größer ist als bei den Knaben, so zeigt sich, daß die Durchschnittsnoten der Mädchen denjenigen der Knaben ziemlich gleich sind, mit Ausnahme zweier Fächer: Rechnen und Realien; in diesen Fächern sind die Knaben den Mädchen entschieden überlegen. Berechnet man aus den Noten der beiden Eltern ein Mittel (Elternmittel) und aus den Noten aller Kinder von Eltern mit dem gleichen Mittel einen Durchschnitt, so ergibt sich, daß die Durchschnittsnote der Kinder um so schlechter wird, je schlechter das Elternmittel ist. Die Kinder weichen in ihren Noten aber nur ein Drittel so stark von der Durchschnittsnote ihrer Generation ab als das Elternmittel; hierin zeigt sich die Galtonsche Regression. Interessant ist nun, daß es für die Schulfähigkeit der Kinder, die von Eltern mit gleichem Mittel abstammen, nicht gleichgültig ist, ob das Elterpaar aus zwei Eltern bestand, die beide gleiche Noten hatten, oder aus einem Elter mit einer besseren und einem mit einer schlechteren Note. Haben unter Elternpaaren mit gleichem Mittel beide Eltern die gleiche Note, z. B. mittlere Noten, dann haben auch mehr Kinder mittlere Noten, als wenn der eine Elter eine bessere, der andere eine schlechtere Note hat. In diesem letzteren Fall kommen die besseren und schlechteren Noten bei den Kindern häufiger, die mittleren Noten seltener vor als im andern Falle. Dabei kommt es weitaus häufiger vor, daß ein Kind in allen Schulfächern bloß dem einen Elter folgt, als daß es in einem Teil der Leistungen von dem einen Elter, in dem anderen Teil von dem andern Elter bestimmt ist. Es kommt ferner häufiger vor, daß in einem einzelnen Lehrfach der Erbeinfluß eines der Eltern die ganze Nachkommenschaft bestimmt, als daß sich beide Eltern in die Beeinflussung der Nachkommenschaft teilen. Aus seinen Ergebnissen zieht Verf. den Schluß, daß bei der Vererbung der untersuchten Fähigkeit nicht ein intermediäres Verhalten stattfindet, sondern daß bei Heterozygotie Dominanz bzw. Rezessivität wahrscheinlich der alleinige Vererbungsmodus ist.

Untersucht man den Einfluß des Geschlechts auf die Vererbung der Schulfähigkeit, so zeigt sich, daß fast alle Korrelationen beim weiblichen Geschlecht größer sind. So haben die Mütter im allgemeinen einen stärkeren Erbeinfluß auf die Kinder, und zwar auf Söhne und Töchter, als die Väter. Nur in einem Fach, dem Rechnen, scheint der Erbeinfluß der Väter ein stärkerer zu sein. Ferner zeigt sich, daß bei den Töchtern der elterliche, sowohl der mütterliche wie auch der väterliche, Erbeinfluß etwas stärker zutage tritt als bei den Söhnen. Sieht man von dem stärkeren Erbeinfluß der Mütter und der stärkeren Beeinflussung der Töchter überhaupt ab, so bleibt eine stärkere Erbwirkung der Väter auf die Söhne und der Mütter auf die Töchter übrig.

Auch zwischen Großeltern und Kindern (Enkeln) ist eine deutliche Korrelation nachzuweisen. Je schlechter das Mittel aus den Noten der vier Großeltern ist, um so schlechter ist im allgemeinen die Durchschnittsnote der Kinder. Die Abhängigkeit der Kindernoten von den Leistungen der Großeltern zeigt sich bemerkenswerterweise auch dann, wenn man nur

Kinder von in ihren Leistungen gleichen Elternpaaren, deren Großeltern jedoch in ihren Leistungen verschieden waren, miteinander vergleicht. Das Geschlecht der Großeltern scheint die Leistungen der Kinder in anderer Weise zu bestimmen als das Geschlecht der Eltern. Hatte hier die Mutter einen etwas größeren Erbeinfluß als der Vater, so scheint dort den Großvätern eine stärkere Erbwirkung auf die Enkel zuzukommen als den Großmüttern. Doch ist das diesbezügliche Material verhältnismäßig klein.

Unter gewissen hypothetischen Voraussetzungen läßt sich die Gültigkeit des Mendelschen Gesetzes für die Vererbung psychischer Fähigkeiten zeigen. Eine Übereinstimmung mit Mendelschen Zahlenverhältnissen erhält man bei der Annahme, daß heterozygote Individuen gleich häufig sich nach der guten wie nach der schlechten Seite hin entwickeln, bzw. bei der Annahme, daß die Anlage zu guten Leistungen ebenso häufig sich als dominante wie als rezessive Eigenschaft gegenüber der Anlage zu schlechten Leistungen erweist (Dominanzwechsel). Aber auch wenn man diese Annahmen gutheißt, wird eine weitere Voraussetzung des Verf. Bedenken erregen: die Mendel-Zahlen, die mit den vom Verf. gefundenen Zahlen gut übereinstimmen, sind nämlich auf Grund des Einfaktorschemas gewonnen. Man wird aber kaum annehmen dürfen, daß eine Fähigkeit, die sich aus so vielfältig abgestuften intellektuellen, volitionalen und emotionellen Einzelfähigkeiten zusammensetzt wie die „Schulfähigkeit“, entscheidend nur von einem einzigen Mendelschen Faktor abhängig ist. Man kann deshalb nicht die Frage aufwerfen, ob man die Übereinstimmung der gefundenen Zahlen mit den nach Mendel errechneten statt als einen Beweis des Mendels nach dem Einfaktorschema nicht lieber als einen neuen Beweis dafür auffassen soll, daß Übereinstimmung mit einfachen Mendel-Zahlen nicht selten auch dort gefunden wird, wo die zugrunde liegenden biologischen Vorgänge tatsächlich ganz anderer bzw. viel komplizierterer Art sind.

Die Berechnungen über die Geschwisterkorrelationen ergeben, daß die Geschwister untereinander eine größere Ähnlichkeit in ihren Schulleistungen aufweisen, als es bei den Schulleistungen von Kindern und Eltern der Fall ist. Brüder untereinander und Schwestern untereinander sind in ihren Leistungen ähnlicher als Geschwister von verschiedenem Geschlecht. Die Geschwisterähnlichkeit ist beim weiblichen Geschlecht größer als beim männlichen.

Der experimentelle Teil der Arbeit zerfällt in drei Versuchsreihen. Es wurde untersucht: 1. die Fähigkeit, vorgesprochene Zahlen nach dem Anhören zu reproduzieren (Gedächtnisversuche); 2. die Geschwindigkeit in der Ausführung bestimmter Bewegungen (motorische Versuche); 3. die Fähigkeit, aus gegebenen Worten einen sinnvollen Satz zu bilden (Versuche über Kombinationsfähigkeit). Die Methodik der verschiedenen Versuche ist vom Verf. eingehend beschrieben. Bei der Verarbeitung der Ergebnisse konnten, da die Geschwister fast alle in verschiedenem Alter und in verschiedenen Klassen waren, natürlich nicht die absoluten Größen ihrer Leistungen miteinander verglichen werden, sondern die relativen Leistungen, d. h. die Leistungen im Verhältnis zur Leistungsfähigkeit des Alters der Geschwister. Als Maß der Leistungen für jede einzelne Altersstufe wurde ein Mittelwert aus den Leistungen aller Schüler der betreffenden Klasse gewählt. Die wichtigsten Ergebnisse der Gedächtnisversuche waren folgende. Die Leistungen der Schüler in den höheren Klassen weisen im allgemeinen geringere Variationen auf als in den niederen Klassen. Die Verteilung der Durchschnittsleistungen entspricht ziemlich gut der sogenannten theoretischen (binominalen) Variations-

kurve. Der Vergleich der relativen Gedächtnisleistungen der Geschwister ergab das Bestehen einer Geschwisterähnlichkeit, die noch größer war als die aus den Zeugnisnoten ermittelte. Geschwister von gleichem Geschlecht weisen eine größere Ähnlichkeit ihrer Gedächtnisleistung auf als Geschwister von verschiedenem Geschlecht. Bei den motorischen und den Kombinationsversuchen zeigte sich gleichfalls mit zunehmendem Alter abnehmende Variabilität und ebenso eine der theoretischen Variationskurve einigermaßen entsprechende Verteilung der Leistungen. Bei Vergleichung der Geschwister ohne Rücksicht auf Geschlecht und Alter miteinander ergab sich bei den motorischen und den Kombinationsversuchen so gut wie keine Ähnlichkeit. Geschwister von gleichem oder wenig differierendem Alter und Geschwister von gleichem Geschlecht waren in allen Leistungen einander etwas ähnlicher als Geschwister von stärker differierendem Alter bzw. von verschiedenem Geschlecht.

Daß die hier nachgewiesenen Ähnlichkeiten in der Hauptsache nicht auf der Wirksamkeit des gleichen Milieus beruhen können, sondern Vererbungserscheinungen sind, wird unter anderem durch die Tatsache bewiesen, daß die Kinder von Eltern mit verschiedenen Leistungen auffallend häufig nicht eine Mittelstellung zwischen den Eltern einnehmen sondern dem einen der Eltern gleichen, sowie dadurch, daß der Einfluß der Großeltern auf die Leistungen der Enkel auch dort zutage tritt, wo ein Unterschied in den Leistungen der Elternpaare nicht besteht. Siemens.

Reimers, J. H. W. Th. Die Bedeutung des Mendelismus für die Landwirtschaftliche Tierzucht. S' Gravenhage, Martinus Nijhoff 1916, 105 S.

Obwohl schon häufiger versucht worden ist — teils in kurzen Hinweisen, teils in ausführlichen Abhandlungen und Vorträgen — die Bedeutung des Mendelismus für die landwirtschaftliche Tierzucht darzulegen, kann man nicht behaupten, daß es bislang gelungen wäre, diese Bedeutung in einer Form zu schildern, die sowohl dem Stand der Vererbungsforschung, wie den Auffassungen und Erfahrungen der tierzüchterischen Praxis gerecht geworden wäre. Es muß deshalb jeder weitere Versuch nach dieser Richtung hin dankbar begrüßt werden. Auffällig ist nur, daß gerade auf dem Gebiete der Tierzucht die Anwendung des Mendelismus von genaueren Kennern der neueren Vererbungslehre, soweit ich es übersehen kann, meist pessimistisch beurteilt wird. Auch Reimers teilt diese Auffassung, indem er sagt:

„Er (der Mendelismus) kann vielleicht eine wertvolle Theorie zur Erklärung verschiedener Tatsachen werden und die Zuchtwahl in ihren Einzelheiten verbessern, wird es jedoch niemals zu einer praktischen Züchtungslehre bringen; wohl kann er bei der Pflanzenzüchtung zu einer Veredelungslehre ausgebildet werden, die durch einfachere oder kompliziertere mathematische Regeln eine Neugestaltung der bis heute angewandten Methoden zur Veredelung von Kulturpflanzen zur Folge haben kann.“

Diese These sucht Reimers zu beweisen, indem er zunächst einen Überblick über die wichtigsten Erscheinungen bei der Vererbung von verschiedenen Eigenschaften bei Pflanzen und Tieren gibt. In auffälliger Weise behandelt aber das Kapitel, das die Überschrift „Der Mendelismus in der Tierzucht“ trägt, vorwiegend die Verhältnisse bei den Pflanzen, namentlich bei den selbstfertilen. Selbst zugegeben, daß es dem Verfasser darauf ankam, eine geordnete Übersicht über alle möglichen Fälle sowohl bei Pflanzen

wie bei Tieren zu geben, so wäre doch wohl mit Rücksicht auf Titel und Zweck des Buches eine eingehendere Behandlung der Verhältnisse bei den Tieren unter Berücksichtigung der bei den Haustieren vorliegenden Befruchtungsverhältnisse erwünscht gewesen. Ganz richtig bemerkt der Verfasser, daß bei komplizierten Faktorenketten und größerer Faktorenzahl die Mendelschemas in der Praxis schwer durchzuführen seien. Er scheint aber zu verkennen, worauf es in der Praxis ankommt. Diese hat nicht die Aufgabe, in wissenschaftlich exakter und erschöpfender Weise die genotypische Zusammensetzung der Nachkommen in bezug auf bestimmte Faktoren festzustellen. Das wird wissenschaftlichen Anstalten vorbehalten bleiben müssen, wie sie in entsprechend ausgerüsteten Tierzucht-Instituten in Verbindung mit den landwirtschaftlichen Instituten von Hansen, Kronacher und mir wiederholt als ein dringendes Bedürfnis bezeichnet worden sind. Solche Anstalten können die notwendigen jahrelangen Versuchspaarungen vornehmen, für genaue Aufzeichnungen, sorgfältige Messungen und Untersuchungen Sorge tragen und damit die technischen Schwierigkeiten zu überwinden suchen. Die züchtende Praxis wird nach dieser Richtung immer durch wirtschaftliche Rücksichten weitgehend gehemmt sein. Es unterliegt aber gar keinem Zweifel, daß auch die Praxis durch Überlegungen, die auf die Erfahrungen des Mendelismus gegründet sind, bei ihren Maßnahmen viel planmäßiger vorgehen kann, wie es bisher geschehen ist. Allerdings sind wir zurzeit in einer Periode, wo weniger die Kreuzung (Bastardierung) im Vordergrund der züchterischen Arbeit steht, aber es kann sich immer wieder als notwendig erweisen, in größerem Umfange Bastardierungen vorzunehmen, wie auch fast alle Kulturzuchten der Gegenwart durch Bastardierung entstanden sind. Wenn es dabei vorläufig nicht möglich ist, eine „durchaus zutreffende mathematische Zusammenstellung der Resultate verschiedener Generationen und Paarungen“ vorzunehmen, sondern „nur eine Art Wahrscheinlichkeitsrechnung in bezug auf die Faktorenkombination aufgestellt werden muß“, so genügt das meines Erachtens, um praktisch vorwärts zu kommen. Selbst alle Hochachtung vor der zahlenkritischen Methode, die nach Reimers jeder Untersuchung zu Grunde gelegt werden muß, kann mich in dieser Überzeugung nicht wankend machen.

Zutreffend macht Reimers im 3. Kapitel seines Werkes, das die praktische Bedeutung des Mendelismus bei der Züchtung unserer Haustiere behandelt, darauf aufmerksam, daß zwischen den qualitativen und quantitativen Faktoren scharf zu unterscheiden ist. Er hebt auch ganz richtig hervor, daß eine mathematische Behandlung der Zuchtergebnisse und eine darauf gegründete, mit großer Sicherheit ausmerzende Tätigkeit in der praktischen Tierzucht wegen der kleinen Zahl Individuen jeder Generation und wegen der immer stattfindenden Fremdbefruchtung fast unmöglich ist. Für die Zucht der Pferde und Rinder gilt dies wenigstens, obwohl dabei weitgehend von einer scharfen Inzucht Gebrauch gemacht werden kann. Aber auch hier scheint mir Reimers die theoretischen Bedenken zu über- und die praktischen Erfolgsmöglichkeiten zu unterschätzen. Bei Schweinen, Schafen, Ziegen, bei Kaninchen und Geflügel liegen die Verhältnisse außerdem meist so günstig, daß von der praktischen Anwendung des Mendelismus schon weitgehend Gebrauch gemacht werden kann.

Sehr wichtige und beachtenswerte Anregungen gibt Reimers in dem letzten Kapitel über die Herdbuchführung, das Studium der Blutlinien, Inzucht und Zuchtwahl. Die kritischen Bemerkungen, die hier bezüglich vieler Maßnahmen der praktischen Zuchtförderung gemacht werden, sind so richtig

und treffend, daß man bedauern muß, sie nicht noch weiter ausgeführt zu finden. Allerdings möchte Reimers dies den Organisationspezialisten überlassen, indessen möchte ich meinen, daß das Werk durch Eingehen auf die aus den Darlegungen zu folgernden Organisationsmaßnahmen noch gewonnen haben würde.

Schließlich sei noch hervorgehoben, daß der Verf. sich selbst etwas zu widersprechen scheint, indem er im Vorwort der Hoffnung Ausdruck gibt, daß seine Darlegungen zum Entwurf einer Züchtungslehre beitragen möchten, und im Text, wie oben schon erwähnt, sagt, daß der Mendelismus es niemals zu einer praktischen Züchtungslehre bringen würde. Meiner Auffassung nach kann eine Theorie, die wertvolle und bisher unmögliche Erklärungen von Tatsachen und Vorgängen bringt, auch eine praktisch bedeutsame Lehre begründen. Freilich gilt zunächst für die landwirtschaftliche Tierzucht der Schlußsatz der Burschen Einführung in die experimentelle Vererbungslehre (1. Auflage): „Viel mehr Experimentieren und weniger Theoretisieren“.

G. Frölich.

- I. Dewitz. Die wasserstoffsuperoxydzersetzende Fähigkeit der männlichen und weiblichen Schmetterlingspuppen. Zentralblatt f. Physiologie. XXII.
- II. Dewitz. Über die Entstehung der Farbe gewisser Schmetterlingskokons. 1. c. Zersetzung von Wasserstoffsuperoxyd durch die Kokons (Katalase). Arch. f. Entw. Mech. XXXI. 1911. S. 634—636.
- III. Dewitz. Untersuchungen über die Geschlechtsunterschiede Nr. 2. Untersuchungen mit der Blutflüssigkeit (Hämolymphe) der Insekten. Zentralblatt f. Physiologie. XXVI. 1912.

Der Verfasser berichtet in diesen Arbeiten über Untersuchungen über chemische Geschlechtsunterschiede bei den Insekten. In I. werden Versuche mit Wasserstoffsuperoxyd besprochen, die den Zweck hatten, festzustellen, ob das vom Verfasser früher in der Blutflüssigkeit der Insekten neben dem oxydierenden festgestellte reduzierende Enzym bei den beiden Geschlechtern verschieden kräftig wirkt. In einer Flüssigkeit, die aus 2 Vol. Glycerin, 2 Vol. destilliertem Wasser und 1 Vol. gesättigter Fluornatriumlösung bestand, wurden die Gewebe fein zerschnittener Schmetterlingspuppen unter Luftabschluß ausgezogen. Der Wasserstoffsuperoxyd war die Marke Medizinale 3⁰/₀ von Merck in Darmstadt und wurde teils sauer, wie er war, teils neutralisiert, bis er ganz schwach alkalisch geworden war, benutzt. Als Versuchsobjekte wurden der Spinner *Saturnia pyri* und der Schwärmer *Sphinx euphorbiae* gewählt, und es wurden für jeden Versuch eine männliche und eine weibliche Puppe desselben Gewichts verwendet. Bei Versuchen mit *Saturnia pyri* war bei saurem Wasserstoffsuperoxyd die beim Weibchen erhaltene Gasmenge durchwegs erheblich größer, oft 2—3mal so groß wie beim Männchen. In der sauren Flüssigkeit wurde das reduzierende Enzym schließlich vollkommen inaktiv; beim Zusatz etwas frischen Extrakts trat Gasentwicklung wieder ein. Bei neutralem Wasserstoffsuperoxyd geht die Gasentwicklung schneller und ist beim Weibchen der Hauptsache nach in den ersten zehn Minuten beendet. Beim Männchen zieht sie sich länger hin. Die gebildete Gasmenge ist auch hier beim Weibchen größer als beim Männchen. Die Versuche mit *Sphinx euphorbiae* bezogen sich nur auf neutralisierte Wasserstoffsuperoxydlösung, und hier war der Unterschied in der Gasentwicklung

weniger groß als bei *Saturnia pyri*, und in einem Falle war sie beim Weibchen sogar langsamer als beim Männchen. Bei den Schwärmern sind aber die Geschlechter auch äußerlich weniger verschieden als bei den Spinnern. Die Art der Schaumbildung ist dagegen bei *S. euphorbiae* für das Geschlecht charakteristisch. Beim weiblichen Geschlecht besteht der Schaum anfangs aus kleinen Blasen und später bilden sich größere; beim Männchen, wo er sich nur in geringer Schicht bildet, zeigt der Schaum dagegen nur sehr große Blasen.

Auch die Kokons von *Saturnia pyri* zersetzten Wasserstoffsuperoxyd und der Verfasser hat gefunden (siehe II!), daß in den ersten 30 Minuten das weibliche Gespinst immer etwas mehr Gas bildete als das männliche. Bei Versuchen mit Kokons von *Bombyx mori* konnte der Verfasser keine Zersetzung von Wasserstoffsuperoxyd nachweisen.

Die dritte Arbeit (III) behandelt Unterschiede in der Blutflüssigkeit der Puppen verschiedenen Geschlechts und ist etwas früher erschienen als die dasselbe Thema behandelnde Arbeit von Steche (in den Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. auf der 22. Jahresvers. zu Halle vom 28. bis 31. Mai 1912. Leipzig 1912). Der Verfasser hat Versuche über das verschiedene Reduktionsvermögen gemacht und als Indikatorflüssigkeiten Lösungen von Indigokarmin, Fuchsin, Methylviolett und Methylenblau, als Versuchstiere *Saturnia pavonia*, *S. pyri* und *Sphinx (Deilephila) euphorbiae* benutzt. Er fand, daß die weibliche Blutflüssigkeit die erstgenannten drei Indikatorflüssigkeiten stärker reduziert als die männliche, daß aber bei Methylenblau das umgekehrte Verhältnis stattfindet. In den Mischungen von Blut sowohl mit Indikatorflüssigkeit als auch mit destilliertem Wasser bildeten sich Niederschläge, die bei *S. pavonia* und *pyri* bei verschiedenen Geschlechtern ungleich aussahen. Auch rein äußerlich ist bei *S. pavonia*, *S. pyri* und *S. euphorbiae* das Blut verschieden, beim Männchen gelb, beim Weibchen grün. Läßt man mit destilliertem Wasser verdünntes Puppenblut in Fließpapierstreifen aufsteigen oder Puppenblut direkt auf Fließpapier fallen, bekommt man nach dem Geschlechte verschieden gefärbte Flecke.

Besonders interessant ist, daß der Verfasser auch bei diözischen Pflanzen ähnliche chemische Geschlechtsunterschiede gefunden hat. So reduzierte bei *Lychnis dioica* das männliche Glycerinextrakt die Lösung von Methylenblau gleichfalls stärker als der weibliche Extrakt (III). Bei *Mercurialis annua* glaubte der Verfasser (I) eine ungleiche Zersetzung des Wasserstoffsuperoxyds bei Extrakten verschiedener Geschlechter gefunden zu haben; die Beobachtungen waren aber noch nicht genügend, um ein sicheres Urteil zu erlauben.

H. Rasmuson.

Seiler, J. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Archiv f. Zellforsch. Bd. 13, S. 159—269, Taf. V—VII, 14 Fig.

Die sehr interessante Arbeit des Verf. sei in dieser Zeitschrift deswegen besonders erwähnt, da in ihr zum ersten Mal der zytologische Beweis dafür erbracht wird, daß eine Digametrie im weiblichen Geschlecht existieren kann. Bei dem Schmetterlinge *Phragmotobia fuliginosa* L. bewies Verf. nämlich, daß, wie allgemein für die Lepidopteren angenommen, sämtliche Spermatozoen die gleiche Chromosomenzahl aufweisen, daß dagegen von den Eiern die eine Hälfte 28, die andere 29 besitzt. In der Anaphase der ersten Reifungs-

teilung zerfällt nämlich in letzterem Falle ein sich auch sonst durch seine Größe von den übrigen Autosomen auszeichnendes „Heterochromosom“ in zwei Teile, ein größeres und ein kleineres y-Element. Demgegenüber bleibt bei den übrigen Eiern und in allen Spermatozoen das x-Element unverändert. Die ♂-Embryonen haben nun $28 + 28 = 56$ diploide Chromosomen, die ♀ aber nicht $28 + 29 = 57$, sondern 58, weil das „große y-Element“ noch einmal in zwei Teilchromosomen zerfällt, so daß wir dann drei y-Elemente haben. Verf. weist aber darauf hin, daß die Studien über die diploiden Zahlen noch nicht abgeschlossen sind. Einige Funde scheinen darauf hinzudeuten, daß selbst die Zahl 58 noch erhöht werden kann dadurch, daß auch die x-Elemente sich weiter zerlegen und eine während der Reifungsteilungen allgemeiner auftretende „Querkerbe“ an den Chromosomen scheint ein Anzeichen dafür zu sein, daß jeder Chromosom eine Art „Sammelchromosom“ bedeutet.

Seilers Fund ist deswegen so interessant, weil bisher überall bei Digametrie des einen Geschlechtes immer nur das männliche diese Ausbildung zeigte, während das weibliche einheitlich war. Denn auch bei gewissen Echinodermen, für die man zeitweilig an zweierlei Eisorten gedacht hatte, war die Einheitlichkeit aller nachgewiesen.

Man darf indessen nicht glauben, daß nun überall bei den Lepidopteren ähnliche Verhältnisse vorlägen. Gleich *Lymantria dispar* und *japonica* zeigten, daß hier im ♂ und ♀ Geschlecht durchweg die gleiche Zahl, nämlich 31 Chromosomen, sich findet. *Lymantria monacha* hat dagegen wahrscheinlich wieder Geschlechtschromosomen wie *Phragmotobia fuliginosa*.

Die rein zytologischen Daten, die den Hauptteil der Arbeit ausmachen, gehören nicht hierher. So viel sei nur davon erwähnt, daß Verf. für Parasyndese der Chromosomen eintritt und die Reduktionsteilung in die erste Teilung verlegt. Absolut gesichert erscheint ihm letzteres freilich nur für die Geschlechtschromosomen, während er für die Autosomen mehr Indizienbeweise führt. (Für einen anderen Schmetterling *Deilephila euphorbiae* will J. E. Buder Archiv f. Zellforsch. 14, S. 26ff., 1915 umgekehrt die zweite Reifungsteilung als die Reduktions- und die erste als Äquationsteilung auffassen. D. Ref.) Ferner betont Verf., daß der während der Ovogenese auftretende „Chromatin-nucleolus“ nichts mit dem Geschlechtschromosom zu tun habe, wie einige Autoren meinten.

Das merkwürdigste Phänomen in rein zytologischer Hinsicht ist aber eine „Chromatinelimination“, welche während der ersten, seltener auch noch der zweiten Eireifungsteilung einsetzt. Alle Anaphasechromosomen geben in wechselnden Mengen größere Chromatinmengen ab, die in der Äquatorialebene übrig bleiben, sich zu kleinen Kernen zusammenballen können und schließlich immer degenerieren. Zuweilen versuchen diese „Eliminationskernplatten“ selbst noch eine Art Kernspindel und Mitose auszubilden. Wie diese Erscheinung zu deuten ist, ist Verf. nicht ganz klar. Das Wahrscheinlichste ist wohl, daß dadurch die Kernplasmarelation in den reifenden Eiern reguliert wird. Die Chromatinmengen sind infolge der verschiedenen guten Ernährung der heranwachsenden Eier ungleich groß geworden und dadurch sind auch die eliminierten Chromatinmengen absolut verschieden. Man könnte an die bekannten „Diminutionsvorgänge“ bei *Ascaris* und anderen Ascariden wie bei einer *Cecidomyiden*larve *Miastor* denken. Aber speziell mit Boveris Deutung würde sich das nicht vereinen lassen. Das Nähere wolle man hierüber wie über die zahlreichen Einzeltatsachen der Entwicklung im Original nachsehen.

G. Tischler.

Shull, A. F. Inheritance in *Hydatina senta*.

- I. Viability of the resting eggs and the sex ratio. Journ. of Exper. Zool. vol. 15, p. 49—89.
 II. Characters of the females and their parthenogenetic eggs. Ibid. vol. 18, p. 145—186.

Die leichte Kultivierbarkeit des Rotators *Hydatina senta* und die Möglichkeit bei ihm sowohl Befruchtung wie parthenogenetische Fortpflanzung zu erhalten, legen die Prüfung von Erbliehkeitsverhältnissen bei dieser in der letzten Zeit relativ viel untersuchten Art recht nahe. Die von Shull erzielten Ergebnisse sind jedoch noch nicht bis zu einer Klärung vorgeschritten, wobei es dahingestellt bleiben mag, ob dies auf bei *Hydatina* vorliegende besonders verwickelte Verhältnisse zurückzuführen ist, oder darauf, daß die geprüften Merkmale wenig glücklich gewählt waren und von nicht berücksichtigten äußeren Faktoren wesentlich beeinflusst werden.

Die erste Abhandlung berichtet vor allem über die Vererbung der Lebensfähigkeit, d. h. des Prozentsatzes der aus einem Gelege zur Entwicklung kommenden Eier. Dieser Prozentsatz schwankt bei den verschiedenen Linien recht erheblich, ist aber nach Shull innerhalb einer Linie streng erblich. Kreuzung zweier Linien von sehr differenter „viability“ ergab einen zwischen beiden Linien stehenden Prozentsatz sich entwickelnder Eier. Dabei verhalten sich aber reziproke Kreuzungen sehr verschieden, da der Prozentsatz immer der mütterlichen Linie erheblich näher steht. Diese Unterschiede gelten jedoch nur für die unmittelbar aus der Kreuzung hervorgehenden Eier; denn wurden die sich aus ihnen entwickelnden Rotatorien parthenogenetisch weitergeführt und späterhin wieder untereinander gepaart, so ergaben reziproke Kreuzungen nunmehr hinsichtlich der Entwicklungsfähigkeit der Eier ein übereinstimmendes Resultat. Es verhielten sich also, wenn die beiden ursprünglichen Linien C und D heißen, $C \times D$ anders als $D \times C$, dagegen $(C \times D) \times (D \times C)$ ebenso wie $(D \times C) \times (C \times D)$ — aber merkwürdigerweise haben wiederum die Zuchten $(C \times D) \times (C \times D)$ ein von den genannten Kreuzungen recht abweichendes Ergebnis, ein Umstand, auf den Shull recht wenig Gewicht zu legen scheint!

Die einzelnen Gelege der gleichen Kreuzung zeigen gleichfalls beträchtliche Unterschiede. Durch entsprechende Selektion und getrennte (parthenogenetische) Weiterführung konnte aus $(C \times D) \times (C \times D)$ je eine Linie mit hoher und geringer „viability“ erhalten werden, die diese Eigenschaft bei wiederholter Inzucht beibehielten und durch weitere Selektionsversuche weder in gleicher noch in entgegengesetzter Richtung erheblich abgeändert werden konnten. Aus den verschiedenen Ergebnissen der Kreuzungen glaubt Verf. den Schluß ziehen zu müssen, daß die Entwicklungsfähigkeit der Dauereier durch verschiedene Gene bedingt sei, deren Anzahl er aber auf Grund der Selektionsversuche (bei denen sogleich Homozygoten isoliert worden wären) für gering hält.

Noch unsicherer als die tatsächlichen Befunde hinsichtlich der Vererbung der „viability“ sind Shulls Feststellungen über die Vererbung der Entwicklungsdauer und des Prozentsatzes der männchengebärenden bei den gleichen Kreuzungen. Sie seien an dieser Stelle daher nur erwähnt.

Die zweite Arbeit bringt die Ergebnisse von Kreuzungen eines englischen Stammes von *Hydatina senta* mit einem nordamerikanischen. Vergleichende Studien ergaben konstante Unterschiede beider Stämme vor allem wieder bei den Eiern, und zwar hinsichtlich 1. der Größe, 2. der Entwicklungsdauer, 3. der Zahl, 4. der Art der Ablage. Ein fünftes differentes

Merkmal endlich ist nach Shull in der Auslösbarkeit der Kontraktion der Extremitätenmuskulatur gegeben, da die Reizschwelle hierfür bei beiden Stämmen erheblich verschieden sein soll. — Die Ergebnisse der Kreuzung waren nun für Merkmal 3 derart unübersichtliche, daß Verf. selbst von ihrer Besprechung absieht. Hinsichtlich aller anderen Merkmale erwies sich die F_1 -Generation als rein englisch; und rein englisch blieb in den Merkmalen 2, 4 und 5 auch F_2 , F_3 und F_4 (weiter wurden die Zuchten nicht geführt), während es sich mit Merkmal 1 etwas anders verhielt: Die F_2 -Generation war auch hinsichtlich der Größe der Eier noch rein „englisch“, in F_3 dagegen wurde neben 14 englischen 1 intermediäres, und in F_4 neben 5 englischen 1 intermediäres und 1 zweifelhaftes Exemplar gefunden.

Rückkreuzungen von $F_2 \times$ amerikanische Stammform ergaben in allen Punkten rein „englische“ Nachkommen, Rückkreuzungen von $F_3 \times$ amerikanische Stammform für Merkmal 4 und 5 je 15 englische und 1 intermediären, für Merkmal 2 21 englische und 1 intermediären Nachkommen, hinsichtlich Merkmal 1 endlich 8 englische, 2 amerikanische, 4 „größer als amerikanische“¹⁾ und 2 zweifelhafte Nachkommen.

Verf. ist geneigt, dieses Verhalten auf das Vorhandensein einer Anzahl gekoppelter Faktoren zurückzuführen, unter denen nur gelegentlich ein Austausch stattfände (entsprechend dem Morganschen „Crossing over“). Ref. erscheint angesichts der Unübersichtlichkeit der bisher vorliegenden Ergebnisse jedweder Erklärungsversuch verfrüht, zumal wenn man bedenkt, daß bei diesen Kreuzungen kaum 30% der Eier zur Entwicklung kamen!

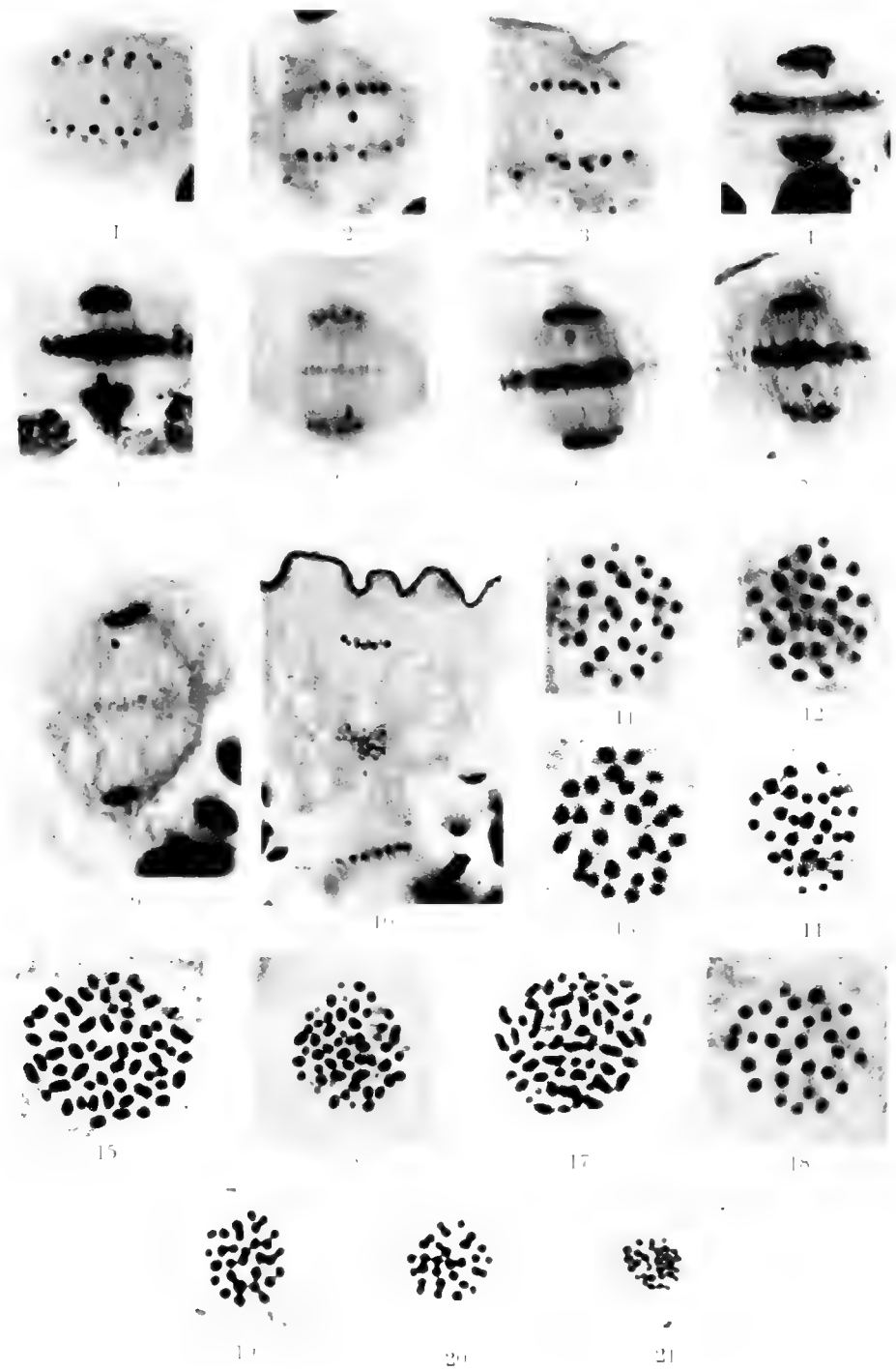
V. Jollos.

Jennings, H. J. and Lashley, K. S. Biparental inheritance of size in *Paramecium*. Journ. of Exper. Zool. vol. 15, p. 193—199.

In einer früheren Arbeit (vergl. diese Zeitschr. Bd. 11, S. 139) hatten Jennings und Lashley bereits gezeigt, daß die Nachkommen der beiden Exkonjuganten von Konjugationspaaren von *Paramecium* in ihrer Teilungsrate eine weit größere Übereinstimmung besaßen, als sie den betreffenden Infusorien vor der Konjugation zukam. Die vorliegende Abhandlung weist nun einen entsprechenden Einfluß der Konjugation auch für die Größe der *Paramecien* nach: Ältere Untersuchungen von Jennings hatten ergeben, daß schon die beiden Konjuganten in ihrer Größe ähnlicher sind als die vegetativen Formen der gleichen Kulturen. Der auf diesem „assortative mating“ beruhende Korrelationskoeffizient betrug nach Jennings 0,380. Bei den Nachkommen der beiden Exkonjuganten aber bestimmen ihn die Verff. = 0,5744. Er ist also um 48% gewachsen, ein Wachstum, daß nur eine Folge der Konjugation gewesen sein kann — die äußeren Bedingungen waren während der Beobachtungen konstante — und somit die Vereinigung und Übertragung von Eigenschaften beider Partner durch die Konjugation dartut.

V. Jollos.

¹⁾ Der amerikanische Stamm besaß eine bedeutendere durchschnittliche Eigröße als der englische.



Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren.

Von **O. Renner.**

(Eingegangen am 20. Januar 1917.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Die Materialien	122
II. Das Verfahren bei der Aufzucht	125
III. Die Beschaffenheit der Samen	130
IV. Die Beschaffenheit der Keimzellen	148
V. Die wesentlichen Unterscheidungsmerkmale der verwendeten Arten und der durch Kreuzung hergestellten Formen	155
VI. Die Kennzeichen der verwendeten Arten	158
VII. Die Einzelergebnisse der Kreuzungsversuche	165
1. Das Verhalten der Bastarde in der ersten Generation	165
2. Das Verhalten der Bastarde in den späteren Generationen	195
3. Kreuzungen der Bastarde mit den Elternarten	203
a) Sesquiereziproke Kreuzungen	203
b) Iterative Kreuzungen	209
4. Kreuzungen von zwei Zwillingsbastarden miteinander	213
VIII. Allgemeine Erfahrungen über die Vererbungserscheinungen	216
1. Die Zahlenverhältnisse	216
2. Die Vererbung der Blütengröße	219
3. Die Vererbung der Griffellänge	220
4. Die Vererbung der Anthokyanbildung	221
a) Die Farbe der Blattnerven	221
b) Die Färbung der Blütenkelche	223
c) Die Färbung der jungen Früchte	224
d) Die rote Punktierung der Stengel und Fruchtknoten	225
e) Die Färbung der Blumenkronen	226
5. Die Vererbung des Verhältnisses zwischen gesunden und tauben Samen	227
6. Die Vererbung der Habituscharaktere; die artunterscheidenden Merkmalskomplexe bzw. Faktorenkomplexe	227
a) Komplexanalyse von <i>O. Lamarckiana</i> , <i>muricata</i> und <i>biennis</i>	228
b) Komplexanalyse von <i>O. suaveolens</i>	235
c) Komplexanalyse einiger Bastarde	239

	Seite
7. Das Verhalten des Rotnervenfaktors gegenüber den artunterscheidenden Faktorenkomplexen	244
8. Die artunterscheidenden Faktorenkomplexe und die Mutationen	248
9. Die Faktorenkomplexe einiger von de Vries verwendeten Arten . . .	251
10. Das Verhältnis einiger Mutanten von <i>O. Lamarckiana</i> und <i>O. biennis</i> zu den Mutterarten	255
a) Die Mutanten der <i>lata</i> -Gruppe	255
b) Die Mutanten der <i>gigas</i> -Gruppe	257
c) <i>O. Lamarckiana-brevistylis</i>	259
d) Die Zwergformen	260
aa) <i>O. Lamarckiana-nanella</i>	260
bb) <i>O. biennis-nanella</i>	266
cc) <i>O. Lamarckiana-gigas-nanella</i>	266
e) <i>O. Lamarckiana-rubrinervis</i>	267
f) <i>O. Lamarckiana-oblonga</i>	271
11. Die Zahlenverhältnisse zwischen den Keimzelltypen	271
12. Die Veränderung der artunterscheidenden Faktorenkomplexe in den Bastarden	275
IX. Kreuzung und Artentstehung	280
X. Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse	285
Nachschrift	291
Zitierte Literatur	292

I. Die Materialien.

Meine Versuche begannen im Sommer 1912 mit der Kreuzung vorhandener Materialien von *O. biennis* und *Lamarckiana*, deren Herkunft unbekannt ist. Die *O. biennis* war in mehreren gleichförmigen Exemplaren im alten botanischen Garten in München kultiviert und von der um München wild vorkommenden Form nicht zu unterscheiden. Die *O. Lamarckiana* war im Hof des Zoologischen Instituts angepflanzt, typisch großblütig, mit rotstreifigem Kelch. Die Population wurde nicht genauer untersucht, weil die Absicht der Züchtung der Kreuzungen nicht bestand; leider wurde die Kultur der Pflanze an dem angegebenen Ort nicht fortgesetzt, und auch Samen sind nicht vorhanden. Das Ergebnis der Kreuzung *biennis* \times *Lamarckiana* läßt aber nach den später gewonnenen Erfahrungen den Schluß zu, daß wenigstens das zu der Kreuzung verwendete Individuum rotnervig war; es soll mit *Lamarckiana* X bezeichnet werden. Die Kreuzung wurde im Nymphenburger botanischen Garten im Sommer 1914 zweijährig zur Blüte gebracht. Es waren die von de Vries beschriebenen Zwillinge *laeta* und *velutina*, und zwar 40 *laeta*, davon 25 weißnervig, 15 rotnervig, und 7 *velutina*, davon 5 weißnervig, 2 rotnervig.

Weiter wurden 1914 und später in Kultur genommen:

O. biennis. Mehrere typische gleichförmige zweijährige Exemplare aus dem Nymphenburger Garten. Zu Bestäubungen diente als Vater und als Mutter ein Individuum *biennis* I 1. Ein dreijähriges Exemplar derselben Population, *biennis* I 12, wurde 1915 verwendet. Aus selbstbefruchteten Samen von I 1 wurden 1915 etwa 50 gleichförmige Pflanzen einjährig erzogen: von dieser Generation II dienten zu Bestäubungen die Individuen 1—5. Von 25 zweijährigen Pflanzen derselben Abstammung wurden 1916 verwendet: *biennis* II 51 und II 52.

*O. muricata*¹⁾. Generation I 1912 aus Samen, die Herr Geheimrat v. Goebel am Lido bei Venedig gesammelt hatte. Generation II 1914, einjährig erzogen, in 40 Individuen. Generation III 1915 einjährig in 30 Individuen und 1916 zweijährig in 10 Individuen. Ganz einförmig.

O. (biennis × muricata). Selbstbefruchtete Samen der F_3 (1909) und F_4 (1913), von Herrn Professor de Vries erhalten, gaben 1914 ein Exemplar der F_4 und zwei Exemplare der F_5 . Alle drei Individuen waren einander ganz gleich.

O. (muricata × biennis). Selbstbefruchtete Samen der F_3 von de Vries (1913) gaben 15 Individuen der F_4 im Sommer 1914. 1915 erwuchs ein zweijähriges Exemplar aus einer überwinterten Seitenrosette. Von diesem gewonnene Samen lieferten 1916 die F_5 in 27 gleichförmigen Individuen.

O. suaveolens Desf. Samen von de Vries aus dem Forst von Fontainebleau bei Paris gaben 1914 die Generation I in 14 gleichförmigen und einem abweichenden rotnervigen Exemplar, das vielleicht ein Bastard *suaveolens × biennis* war. Zu Bestäubungen wurden verwendet I 1—5. Die Generation II, aus I 4 gewonnen, wurde 1915 (etwa 100 Keimpflanzen, 25 Exemplare blühend) und wieder 1916 (27 Exemplare blühend) gezogen; Bestäubungen 1916 mit II 101—104.

O. Lamarckiana von de Vries. Selbstbefruchtete Samen von de Vries lieferten 1914 die Generation I in 30 weißnervigen Exemplaren, von denen eines eine Mutante war. Zu Bestäubungen wurden nur typische Individuen verwendet. Die Generation II, 1915 aus I 3 in 20 gleichförmigen Exemplaren.

¹⁾ Die Form ist mit der holländischen, von Bartlett (1914, S. 38) und danach auch von de Vries neuerdings als *syrticola* bezeichneten Art jedenfalls ganz nahe verwandt. Bevor Bartlett aber sein Urteil darüber abgegeben hat, möchte ich den älteren Sammelnamen *muricata* beibehalten. Zur genaueren Kennzeichnung wird der Biotypus gelegentlich, wie schon früher (Renner 1914), *O. muricata*-Venedig genannt werden.

O. Lamarckiana von Heribert-Nilsson; im Text auch als schwedische Rasse bezeichnet. A weißnerviger Stamm, Reihe 71a bei Heribert-Nilsson. Generation I 1914 in 30 blühenden Individuen erzogen, weißnervig, gleichförmig, einjährig; zu Bestäubungen verwendet Nr. 1—5. Von derselben Saat trieben zwei Rosetten erst 1915 Stengel; diese zweijährigen Exemplare heißen A I 31 und I 32. Die Generation II, aus I 31 gewonnen, wurde 1916 einjährig erzogen in 40 gleichförmigen Individuen.

B rotnerviger, heterozygotischer Stamm 71b, aus derselben rotnervigen Mutter wie der weißnervige Stamm 71a. Generation I, 1914, einjährig, aus vier Rotnerven bestehend. Zur Bestäubung wurde B I 1 rotnervig verwendet.

C rotnerviger, heterozygotischer Stamm 75b. Generation I, 1914, einjährig, besteht aus 16 Rotnerven und einem Weißnerv. Generation II, aus I rotnervig 3 gewonnen, 1915 einjährig erzogen, besteht aus 63 Rotnerven und 22 Weißnerven. Zur Bestäubung wurde ein Weißnerv C II weißnervig 1 verwendet.

O. rubrinervis, Mutante aus *O. Lamarckiana*. Selbstbefruchtete Samen von de Vries lieferten 1914 die Generation I in 50 weißnervigen Exemplaren. Generation II, aus I 1, 1915 gesät, 1915 in 25 einjährigen Individuen, 1916 aus im Topf überwinterten Rosetten in 12 Individuen erzogen; zur Bestäubung verwendet II 1 (1915) und II 26 (1916).

O. gigas, Mutante aus *O. Lamarckiana*. Selbstbefruchtete Samen von de Vries (1910) lieferten 1914 die Generation I in 50 und wieder 1915 in 20 weißnervigen Individuen.

O. gigantea Heribert-Nilsson¹⁾, Mutante aus *O. Lamarckiana*, Linie 22 A. Selbstbefruchtete Samen einer zweijährigen Pflanze gaben 1914 17 Individuen, davon 15 rotnervig und 2 weißnervig. Ein Rotnerv blühte erst 1915, I rotnervig Nr. 15.

O. nanella, Mutante aus *O. Lamarckiana*. Samen von de Vries gaben 1914 die Generation I in 70 gleichförmigen Individuen, ebenso 1915 in 30 Exemplaren.

O. (Lamarckiana weißnervig \times *biennis*) von Heribert-Nilsson. A. Samen einer kleinblütigen F₂-Pflanze 56/8. Unter 15 blühenden Individuen der F₃ waren 1914 14 Rotnerven und 1 Weißnerv; 1915

¹⁾ Heribert-Nilsson 1915 S. 54; 1912 S. 132 als „Kombination 7“ bezeichnet. 22 A ist eine Schwesterpflanze der Linie 22, 1912 S. 168 u. f.

blühte ein zweijähriges rotnerviges Individuum, F₃ Nr. 16. — B. Samen einer kleinblütigen F₃-Pflanze 50/25; 1914 blühten 25 rotnervige Pflanzen der F₄.

Die Überwachung der Kulturen ist durch meinen zeitweiligen Dienst im Heere mehrfach gestört worden. In den Sommern 1914 und 1916 konnte die Auszählung der entwickelten Pflanzen, im Frühjahr 1916 die Wartung der Keimlinge in den Töpfen und nach der Auspflanzung im Garten nicht so sorgfältig ausgeführt werden, wie es erwünscht gewesen wäre. Auch die Abfassung des Manuskripts ist unter recht erschwerenden Umständen zustande gekommen, woraus sich vor allem die wenig eingehende Behandlung der Literatur erklärt. Eine auch nur annähernd erschöpfende Besprechung der einschlägigen Literatur war übrigens von vornherein nicht beabsichtigt. Es sollen Versuche, Experimente mitgeteilt werden, die das Önotherenproblem auf eine neue Grundlage stellen. Bestätigungen aus den Ergebnissen anderer Züchter sind zur weiteren Sicherung meiner Schlüsse selten nötig, abgesehen natürlich von dem kaum auszuschöpfenden Versuchsmaterial von de Vries. Und ein immer wiederholter Hinweis darauf, daß sehr vieles, was über *Oenothera* geschrieben worden ist, in der Deutung der Erscheinungen weit vom Ziel trifft, wäre ein unfruchtbares Unternehmen.

Herrn Geheimrat v. Goebel bin ich für die freigebige Überlassung von Freiland im botanischen Garten in Nymphenburg zu großem Dank verpflichtet, desgleichen Herrn Inspektor Holfelder für vielfache Unterstützung bei der Gartenarbeit.

II. Das Verfahren bei der Aufzucht.

Die Behandlung, die ich dem Züchtungsmaterial zuteil werden lasse, ist folgende. Die Samen werden in kleinen Esmarschalen auf dauernd feucht gehaltenem Filtrierpapier ausgelegt und die Schalen, im Thermostaten oder in der Nähe des Heizkörpers, so lange bei 30—35° gehalten, bis nach dem Auflaufen einer Anzahl Samen die Keimung zum Stillstand kommt. Dann werden die Schalen für einen oder zwei Tage in einen Raum mit 10—15° gestellt, und hierauf geht nach der Zurückbringung in die höhere Temperatur die Keimung wieder einen oder mehrere Tage lang fort. Die Behandlung mit wechselnder Temperatur wird etwa zwei Monate lang fortgesetzt, doch ist die Keimung

gewöhnlich nach etwa vier Wochen beendet¹⁾. Das Auslegen der Samen geschieht, wenn die Pflanzen einjährig erzogen werden sollen, im Februar oder schon im Januar.

Die gekeimten Samen werden, sobald die Keimwurzel die ersten Wurzelhaare entwickelt hat, mit einer Pinzette aus den Schalen genommen und in große flache Töpfe mit gesiebter Erde pikiert; die Zahl der gekeimten Samen wird jeweils vor dem Pikieren gebucht. Läßt man die Keimlinge länger auf dem Papier, so wird die Samenschale oft von den Kotyledonen abgestreift, und der leere Balg kann dann leicht als tauber Same gezählt werden. Außerdem klebt sich die Wurzel auch bald fest an das Papier an oder bohrt sich gar in das Papier ein, so daß sie beim Abnehmen des Keimlings leicht beschädigt wird.

Neben jeden Samen, und zwar immer auf dieselbe Seite, wird beim Auspikieren ein kleines Holzstäbchen gesteckt, etwa 4 cm lang, 1 mm dick (Fig. 1). Mit dem Stäbchen wird vorher das Loch für die Wurzel gebohrt, wenn sie schon beträchtlichere Länge hat. Die Testa wird im allgemeinen nicht mit Erde bedeckt. Beim Begießen wird aber oft ein Same mit Erde zugeschüttet, und wenn ein schwächlicher Keimling sich nicht durch die Erdoberfläche herauszuarbeiten vermag, kann er oft dadurch gerettet werden, daß man neben dem Stäbchen an der Stelle, wo er versteckt sein muß, sorgfältig nachgräbt und die Kotyledonen freilegt. Dieses Nachgraben wird zu einer Zeit vorgenommen, wenn neben der Mehrzahl der Stäbchen die Keimblätter der gleichzeitig gepflanzten Sämlinge über der Erde erschienen sind. Ist ein Same nicht mehr zu finden oder wird er tot ausgegraben, so wird das Stäbchen schief eingesteckt, als Zeichen dafür, daß der Keimling überhaupt nicht über der Erde erschienen ist. Wenn ein Sämling nachträglich abstirbt, so ist das später in den Töpfen daran zu erkennen, daß ein aufrechtes Stäbchen ohne Pflanze dasteht. Sobald die Keimpflanzen mehrere Blätter gebildet haben, werden sie ebenso wie die leeren Stäbchen gezählt und alle Stäbchen entfernt. Nur schwächliche Pflanzen, bei denen das Eingehen noch zu befürchten ist, oder solche, die wegen irgendwelcher Merkmale öfter kontrolliert werden sollen, werden durch ein längeres Stäbchen deutlich gemacht, gelegentlich auch umgepflanzt.

¹⁾ De Vries empfiehlt als ein sehr rasch und sicher wirkendes Mittel zur Beschleunigung der Keimung das Einpressen von Wasser in die Samen bei 6–8 Atmosphären Druck für die Dauer von 2–3 Tagen (1915a, S. 190; 1915b). Vergl. auch Davis 1915a.

Die Sämlinge werden gleich in solcher Entfernung pikiert, daß sie vor dem Auspflanzen in den Garten nicht umpikiert zu werden brauchen. Nur solche Individuen, die zwischen den Nachbarn zurückbleiben, werden umpflanzt, damit sie nicht durch Beschattung geschädigt werden. Mitunter genügt es, von den kräftigeren Pflanzen die Blätter abzubrechen, die die schwächeren Sämlinge bedecken. Die Töpfe stehen in einem Gewächshaus bei etwa 15°.



Fig. 1. Mehrere Wochen alte Keimpflanzen der F_1 der Kreuzung *O. suaveolens* \times *biennis*, jeder Keimling noch mit dem Holzstäbchen markiert. Die Schale enthielt die zuerst gekeimten Pflanzen; 21 Keimlinge sind groß und grün, *redempta* (= *biennis*), 16 sind schwach und gelb, *flava*.

Im April oder Mai pflanze ich die Sämlinge selber im Garten aus, die weiter entwickelten früher, die zurückgebliebenen später. Außer der *Oenothera gigas* kommen alle bis jetzt kultivierten Formen bei dieser Behandlung im ersten Jahr so zeitig zum Blühen, daß sie gut ausgereifte Früchte liefern. Auch auf den Beeten werden schwachwüchsige Individuen vor der Überwucherung durch kräftigere Nachbarn so gut wie möglich geschützt.

Die Zahl der Keimlinge, die nicht einmal die Kotyledonen über der Erde entfalten, ist sehr gering, am größten noch bei schlecht ausgereiften Spätfrüchten, wie sie 1915 nach später Bestäubung mehrfach geerntet wurden. Es scheint also sicher, daß es keine Typen oder Klassen von Samen gibt, die zunächst wohl zu keimen vermögen, aber vor der Entfaltung der Keimblätter regelmäßig zugrunde gehen. Wenn ein gekeimter Same ausbleibt, so wird das auf zufälliger Schädigung beruhen. Dagegen sind Sämlingstypen, die mit winzigen weißen oder gelben Kotyledonen bald nach deren Entfaltung absterben, wohl vorhanden, z. B. bei der Kreuzung *Lamarckiana* \times *muricata*.

Die nach Beendigung der Keimung in den Schalen zurückgebliebenen Samen werden zu gelegener Zeit mit einer Skalpellnadel geöffnet und auf das Vorhandensein oder Fehlen eines gut ausgebildeten Embryo untersucht. Es hat sich ergeben, daß die allermeisten nicht gekeimten Samen taub sind, keinen mit unbewaffnetem Auge sichtbaren Embryo enthalten. Es fehlen also auch solche durch zahlreiche Individuen dargestellte Samentypen, deren Embryo vollkommen entwickelt, aber nicht keimfähig wäre; wenn einzelne Samen mit voll ausgebildetem Embryo, wie es oft vorkommt, nicht zur Keimung zu bringen sind, so ist nicht zu entscheiden, ob es sich um nicht keimfähige Biotypen oder um zufällig gestörte Individuen handelt. Und es ist deshalb erlaubt, bei der Auszählung größerer Samenmengen, die dem umständlichen Keimverfahren nicht gut unterworfen werden können, jeden mit voll ausgebildetem Embryo ausgestatteten Samen als keimfähig anzusprechen.

In der Tabelle I sind einige Beispiele der Keimung aus dem Frühjahr 1915 zusammengestellt. Daß im folgenden Jahr die Keimprozentage der keimhaltigen Samen gewöhnlich nicht ungünstiger ausfielen, ist aus den Einzelbeschreibungen der Versuche zu entnehmen. Schlecht keimte 1915 nur der Same von *O. biennis* \times *muricata*; neben 108 gekeimten Samen blieben 59 ungekeimt, und davon hatten noch 39 einen Embryo, nur 20 waren taub. Noch schlechter keimte 1916 der Same von *O. Lamarckiana* \times *muricata*.

Daß wenn möglich alle keimhaltigen Samen einer herausgegriffenen Probe mit allen Mitteln zur Keimung gezwungen werden müssen und der Keimversuch nicht vorzeitig abgebrochen werden darf, ist schon des öfteren ausgesprochen worden. Es ist ja bekannt, daß unter den Nachkeimern Abweicher verhältnismäßig häufig sind, und auch bei meinen Kulturen habe ich öfter die Erfahrung gemacht, daß die zuletzt gekeimten Samen „Mutanten“ lieferten. Wo mehrere Typen in einer

Tabelle I.

	Gekeimte Samen	Nicht gekeimte Samen	Nicht gekeimt, aber keimhaltig
<i>O. biennis</i>	190	36	1
<i>O. biennis</i> × <i>Lamarckiana</i> weißnervig . .	132	60	5
<i>O. biennis</i> × <i>suaveolens</i>	171	26	0
<i>O. (biennis</i> × <i>Lamarckiana)</i> <i>laeta</i> rot- nervig F ₁	241	84	1
<i>O. (biennis</i> × <i>Lamarckiana)</i> <i>velutina</i> weiß- nervig F ₁	72	171	2
<i>O. biennis</i> × (<i>biennis</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>laeta</i> weißnervig	134	84	0
<i>O. biennis</i> × (<i>biennis</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>velutina</i> rotnervig	119	42	1
<i>O. biennis</i> × (<i>Lamarck.</i> × <i>biennis</i>) <i>falix</i> F ₃	142	63	2
<i>O. (biennis</i> × <i>muricata</i>) × <i>biennis</i> . . .	69	9	2
<i>O. Lamarckiana</i> Heribert-Nilsson rot- nervig	95	172	0
<i>O. Lamarckiana</i> Heribert-Nilsson weiß- nervig × <i>biennis</i>	166	119	0
<i>O. Lamarckiana</i> Heribert-Nilsson weiß- nervig × <i>muricata</i>	51	5	2
<i>O. Lamarckiana</i> Heribert-Nilsson weiß- nervig × <i>suaveolens</i>	317	6	2
<i>O. rubrinervis</i>	167	81	2
<i>O. rubrinervis</i> × <i>biennis</i>	208	10	0
<i>O. suaveolens</i>	109	166	0
<i>O. suaveolens</i> × <i>biennis</i>	134	30	0
<i>O. suaveolens</i> × <i>Lamarckiana</i>	290	31	3

Generation vorkommen, kann das Zahlenverhältnis zwischen den Typen bei den zuerst keimenden Samen ein anderes sein als bei den spät keimenden. Das war besonders auffällig bei der F₁ der Kreuzung *O. suaveolens* × *biennis*. Hier enthielt die erste Keimschale 21 grüne und 16 gelbe Keimlinge, 1 gekeimter Same blieb aus (vergl. Fig. 1); die zweite Schale enthielt 2 grüne und 40 gelbe Keimlinge; die dritte Schale enthielt 3 grüne und 37 gelbe Keimlinge, 3 gekeimte Samen blieben aus (vergl. Fig. 16, S. 171); in der vierten Schale waren nur gelbe Keimpflanzen, 7 an der Zahl. Man sieht, wie hier das Zahlenverhältnis zwischen dem grünen und dem gelben Typus gefälscht werden

könnte, wenn man nur die Keimung eines kleinen Teils der Samen abwarten würde.

III. Die Beschaffenheit der Samen.

In einer früheren Mitteilung (1914) habe ich ausgeführt, daß die Vererbungserscheinungen der Önotheren in gewissen Fällen mit den Mendelschen Regeln einigermaßen in Einklang gebracht werden können, wenn man die besonders bei *O. Lamarckiana* seit lange bekannten tauben Samen als Repräsentanten gewisser lebensunfähiger zygotischer Kombinationen ansieht. Zur Prüfung der Hypothese war es vor allem nötig über die Konstanz des Zahlenverhältnisses zwischen gesunden und tauben Samen Erfahrungen zu sammeln. Die Untersuchung eines umfangreichen Samenmaterials hat nun ergeben, daß die sichere Trennung von gesunden und tauben Samen meistens viel schwieriger ist als es nach den ersten Proben den Anschein hatte. Die Musterung und Auszählung der Samen geschah auf weißen Porzellantellern, von denen auch die kleinsten Samenanlagen sich noch gut abheben.

In den Früchten sämtlicher untersuchten Materialien finden sich mindestens dreierlei Samentypen: erstens ansehnliche gesunde Samen mit harter Testa und vollentwickeltem Embryo, zweitens ansehnliche Samen mit harter Testa und winzigem abgestorbenem Embryo, drittens unentwickelte vertrocknete Samenanlagen, die ein feines bräunliches Pulver darstellen. Die Entscheidung, ob ein Same der ersten Kategorie zuzuteilen ist oder nicht, ist selten schwierig; nur ausnahmsweise kann man bei der Auszählung reifer Früchte zweifelhaft sein, ob ein Embryo, der beträchtlich kleiner ist als die normalen gesunden, aber auch größer als die knopfförmigen Embryorudimente der größeren tauben Samen, als gesund und keimfähig angesprochen werden soll. Dagegen ist es gewöhnlich schwer und häufig unmöglich, eine Grenze zwischen tauben Samen und ganz unentwickelten Samenanlagen zu finden¹⁾. Die größten tauben Samen sind oft so groß und prall, wie die größten gesunden, äußerlich von diesen in keiner Weise zu unterscheiden; nur die Testa erweist sich beim Anstechen mit der Nadel oft etwas weniger sklerosiert, was sich bei solchen Samen am deutlichsten fühlbar macht, die einer frisch abgepflückten Frucht entnommen und noch nicht ausgetrocknet

¹⁾ Dieselbe Erfahrung scheint Davis gemacht zu haben; vergl. 1915b, S. 13 des Sonderabdrucks. — Die Photographie eines Sortiments tauber Samen von allen Größen bei Davis 1916a, S. 224.

sind. Solche großen Samen enthalten immer einen vielzelligen, mitunter mit bloßem Auge eben wahrnehmbaren Embryo. In sehr kleinen Samen mit noch gut entwickelter Testa ist in vorgerückterem Alter vom Embryo und vom Endosperm auch an Mikrotomschnitten oft keine Spur zu finden; der in seinen inneren Schichten zerstörte Nucellus umschließt einen leeren Hohlraum (vergl. 1914, S. 134), daß aber Befruchtung stattgefunden hat, zeigt häufig der in der Nucellusspitze erhaltene, an der Höhlung endigende Pollenschlauch an. Bei *O. Lamarckiana* sind nach Selbstbestäubung in solchen kleinen, schon ziemlich alten Samen einzellige Embryonen nebst 2—4 Endospermkernen gefunden worden. Daß so winzige Gebilde bei der Gewebeauflösung, die im Nucellus unter allen Umständen eintritt, vollständig verschwinden, ist nicht erstaunlich. Nicht selten werden die kleinen Samen mit ihrer schwach sklerosierten Testa von den benachbarten stärker wachsenden Samen flach zusammengepreßt, so daß die Nucellushöhle verschwindet, aber der Pollenschlauch ist auch hier noch lange zu sehen. In anderen Fällen — das ist besonders bei der Kreuzung *O. muricata*-Venedig \times *biennis* beobachtet worden — greifen die Auflösungsvorgänge so weit um sich, daß auch die Nucellusspitze mit dem Pollenschlauch zerstört wird. Die allerkleinsten Samen erscheinen in eben ausgereiften, an der Spitze sich öffnenden Früchten als flache, weißliche, weiche Gebilde, die beim Austrocknen sich schwach bräunen. Und von solchen, nach zwei Dimensionen oft noch ganz ansehnlichen, bis 1 mm und darüber messenden Samenrudimenten finden sich nun häufig schrittweise Übergänge bis zu den ganz unentwickelten Samenanlagen hinunter. Noch in kaum vergrößerten Samenanlagen, die schon beträchtliches Alter hatten, sind Pollenschläuche gefunden worden; so bei der Kreuzung *O. Lamarckiana* \times *gigas*, wo die Schläuche durch ihre Dicke sich besonders bemerkbar machen. — Auf Anzeichen apogamer Samenentwicklung bin ich nicht gestoßen,* so wenig wie Heribert-Nilsson (1915, S. 99).

Wir können also sagen: jede Samenanlage, die sich von den zweifellos unentwickelten durch ihre Größe deutlich abhebt, hat als befruchtet, als tauber Same zu gelten¹⁾. Im Einzelfall ist die Identifizierung der allerkleinsten Samen aus reifen Früchten so gut wie unmöglich, sogar auf mikroskopischem Weg, weil der Pollenschlauch zerstört werden kann. Höchstens in einem gewissen mittleren Alter wird sich an Mikrotomschnitten durch ganze Früchte ermitteln lassen, wie

¹⁾ Das hat schon Davis (1915b, S. 13 des Sonderabdrucks) vermutet.

groß die Zahl der zwar befruchteten, aber sich kaum weiter entwickelnden Samenanlagen ist. Die Korrelation zwischen dem Wachstum des Embryo und der Ausbildung der Testa ist deutlich; je weiter der Embryo heranwächst, desto vollkommener entwickelt sich auch die Testa, und schon bei sehr kleinen kugeligen Embryonen wird die Testa fast so wie in gesunden Samen ausgebildet (z. B. bei *O. suaveolens*, *O. [biennis × muricata]*, *O. [biennis × Lamarckiana] velutina*). Wo die Integumente der Samenanlage kaum zu wachsen sich anschicken, kommt auch der Embryo über den einzelligen Zustand nicht hinaus, und die allerwinzigsten, schwer aufzufindenden Samen enthalten deshalb gerade die am allerstärksten gestörten Embryonen (beobachtet z. B. bei *O. Lamarckiana*, *biennis*).

Außer den befruchteten Samenanlagen, die sich mehr oder weniger weit entwickeln, kommen besonders in schwach bestäubten Früchten natürlich auch unbefruchtete vor, die ohne jede Vergrößerung vertrocknen und in der reifen Frucht, wie erwähnt, als feines bräunliches oder weißliches Pulver erhalten sind. Bei *O. Lamarckiana* handelt es sich dabei nach Geerts (1909, S. 177) nicht nur um solche Samenanlagen, die zufällig unbefruchtet bleiben, vielmehr soll etwa die Hälfte der Samenanlagen von vornherein steril, befruchtungsunfähig, mit rudimentären Megasporen ausgestattet sein und von Pollenschläuchen überhaupt nicht heimgesucht werden. Nach meinen eigenen zytologischen Beobachtungen besitzt auch die Rasse von Heribert-Nilsson zahlreiche Samenanlagen mit rudimentärem Embryosack. An einigen großen reifen Früchten dieser Rasse hat die sorgfältige Auszählung ergeben, daß die allerkleinsten Samenanlagen zahlreicher waren als die deutlich vergrößerten mit den eigentlichen Samen zusammen:

	Frucht		
	a ganz	b ganz	c halb
Pulver	527	430	242
Samen	263	290	179
Summe	790	720	421

Unter den ganz kleinen Ovula, in dem Pulver, können also noch immer befruchtete Stücke verborgen sein, die sich kaum vergrößert

haben; im Maximum könnte ja nach den Angaben von Geerts die Hälfte sämtlicher Samenanlagen befruchtet werden. Natürlich wird aber der Zufall auch bei der reichlichsten Bestäubung manche befruchtungsfähige Samenanlage von der Befruchtung ausschließen. Wo größere Mengen von zweifellos unbefruchteten Samenanlagen vorkommen, wie regelmäßig im unteren Teil der von *muricata*-Pollen befruchteten Kapseln von *O. Lamarckiana*, sind sämtliche Ovula der betreffenden Fruchtgegend vollkommen gleich in der Größe. Die befruchtungsfähigen Samenanlagen entwickeln sich also, wenn die Befruchtung ausbleibt, nicht weiter als die von vornherein zur Sterilität bestimmten Ovula. Auch diese Beobachtung spricht neben den natürlich nur in verhältnismäßig geringer Zahl vorgenommenen mikroskopischen Prüfungen dafür, daß jede vergrößerte Samenanlage befruchtet ist.

Bei anderen Arten ist die relative Menge des Pulvers in samenreichen Früchten meist geringer. Bei *O. muricata* waren in einer halben Frucht (in zwei Fächern von vieren) enthalten: 70 ganz kleine Samenanlagen, 32 deutlich vergrößerte, also Samenrudimente, und 151 große Samen: zusammen 70 ganz kleine auf 183 sicher befruchtete Samenanlagen. Das stimmt mit den Erfahrungen von Geerts überein, der etwa 25% sterile Ovula fand. Noch weniger untaugliche Samenanlagen scheint bei Geerts *O. biennis* gehabt zu haben, denn er sagt, daß sich der Prozentsatz nicht genau bestimmen ließ (S. 181, 183). Bei meinem Material ist die Menge des Pulvers größer als bei *O. muricata*, allerdings ist es teilweise ziemlich grob, so daß die Abtrennung von den Samen nicht sicher durchzuführen ist. Ich fand in einer halben Frucht 162 sehr kleine Samenanlagen auf 149 Samen, in einer zweiten 145 sehr kleine auf 172 Samen: die Ovula im empfängnisreifen Fruchtknoten habe ich noch nicht untersucht. Bei *O. rubrinervis* waren die Zahlen für je eine Hälfte von sechs Früchten:

	Frucht					
	a	b	c	d	e	f
Klein	116	169	140	123	184	202
Samen	190	124	156	170	181	142
Summe	306	293	296	293	365	344

Bei *O. suaveolens* in drei ganzen Früchten:

	Frucht		
	a	b	c
Klein	160	175	173
Samen	463	434	464
Summe	623	609	637

O. rubrinervis dürfte danach höchstens 38% sterile Samenanlagen besitzen (116 von 306), bei *O. suaveolens* dürfte etwa ein Viertel der Ovula steril sein.

Bevor die Beschaffenheit der Ovula in unbefruchteten Blüten zytologisch festgestellt ist, läßt sich nicht sagen, ob ein Teil der Samenanlagen notwendig unbefruchtet bleiben muß. Und auch dann, wenn die Häufigkeit der untauglichen Samenanlagen für eine Form ermittelt ist, wird es meistens unmöglich sein mit Sicherheit anzugeben, wie viele Samenanlagen in einer gegebenen Frucht befruchtet worden sind, weil einerseits eine Befruchtung sämtlicher tauglichen Ovula wohl selten erfolgt, andererseits in dem „Pulver“ noch befruchtete, sehr früh gehemmte Samenanlagen vorkommen können.

In der folgenden Tabelle II sind die Ergebnisse der Zählungen zusammengestellt. Die Abtrennung der „sehr kleinen“ Samen von dem Pulver ist so sorgfältig wie möglich vorgenommen worden, doch waren Willkürlichkeiten oft ganz unvermeidlich. Wenn möglich wurden für die Auszählung geschlossene Früchte verwendet. Bei großer Samenzahl wurden meist nicht sämtliche Samen der ganzen Frucht untersucht, sondern nur die in zwei von den vier Fruchtfächern enthaltenen Samen. Daß die vier Fruchtfächer sich in der genotypischen Beschaffenheit der Samen voneinander unterscheiden können, dürfte ausgeschlossen sein; wohl aber könnte der obere Teil jedes Fruchtfachs andere Samenklassen beherbergen als der untere (vergl. unten S. 151). Aus einer größeren Samenmenge einen Teil für die Untersuchung abzutrennen ist bedenklich, weil leicht eine Sortierung der Samen nach dem Gewicht oder nach der Größe eintreten kann, sobald die Samen aus der Frucht herausgenommen sind. Die Zahlen der „losen Samen“ der Tabelle sind also am wenigsten zuverlässig.

In allen Fällen, die nicht als Kreuzungen gekennzeichnet sind, handelt es sich natürlich um kontrollierte Selbstbefruchtung.

Tabelle II.

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge- sunde Samen	Ge- sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu- sammen		
<i>biennis</i> I 1, zweijährig	a) ganz	15	44	59	204	77
	b) 1. Hälfte	11	42	53	74	58
	b) 2. Hälfte	10	41	51	75	60
	c) ganz	65	34	99	123	55
II 1, einjährig	a) fast ganz	29	30	59	105	64
	b) ganz	30	47	77	134	64
	c) nicht ganz	15	19	34	79	70
II 51, zweijährig	a) groß, halb	25	23	48	101	68
	b) groß, halb	24	36	60	112	65
<i>biennis</i> II 51 × <i>Lamarckiana</i> Her.-Nilss. weißnervig A II 1	a) mittelgroß, halb	15	23	38	64	63
	b) kleiner, halb	25	14	39	65	63
<i>biennis</i> I 1 × <i>muricata</i> II	mittelgroß, halb	5	8	13	53	80
<i>biennis</i> II 51 × <i>muricata</i> III 31	a) mittelgroß, halb	5	4	9	46	84
	b) mittelgroß, mehr als die Hälfte	15	13	28	70	71
<i>biennis</i> II 52 × <i>rubrinervis</i> II 26	mittelgroß, etwa $\frac{2}{3}$	30	21	51	84	62
<i>biennis</i> I 1 × <i>suaveolens</i> I 5	mittelgroß, mehr als die Hälfte	?	11	—	55	83
<i>biennis</i> II 51 × <i>suaveolens</i> II 101	a) ziemlich groß, halb	15	8	23	82	80
	b) ziemlich groß, mehr als die Hälfte	24	12	36	101	74
<i>biennis</i> II 51 × (<i>biennis</i> I 1 × <i>Lam.</i> A I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 18	a) nicht groß, halb	23	7	30	48	62
	b) groß, etwa $\frac{2}{3}$	22	35	57	125	69
<i>biennis</i> I 1 × (<i>bien.</i> × <i>Lam.</i> X) <i>lacta</i> weißn. F ₁ Nr. 6	a) klein, ganz	?	26	—	45	63
	b) 218 lose Samen	?	84	—	134	61
<i>biennis</i> I 1 × (<i>bien.</i> × <i>Lam.</i> X) <i>velutina</i> rotn. F ₁ Nr. 1	mittelgroß, ganz	50	22	72	56	43
<i>biennis</i> I 1 × (<i>Lam.</i> × <i>bien.</i>) <i>fallax</i> H.-N. F ₃ Nr. 1	klein, ganz	38	34	72	51	41
(<i>bien.</i> I 1 × <i>Lam.</i> H.-N. B I rotn. 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1	mittelgroß, nicht ganz vollständig	8	135	143	50	26
(b) (<i>bien.</i> I 1 × <i>Lam.</i> H.-N. A I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 18, zweijährig	a) groß, halb	38	56	94	33	26
	b) groß, halb	28	58	86	32	27

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 135).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge-sunde Samen	Ge-sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu-sammen		
(bien. I 1 \times Lam. B I rotn. 1) <i>fallax</i> F ₂ , rotnervig, kleinblütig, aus F ₁ Nr. 1	a) groß, etwas mehr als die Hälfte	43	134	177	46	21
	b) ziemlich groß, etwas mehr als die Hälfte	40	111	151	53	26
(bien. I 1 \times Lam. B I rotn. 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1 \times bien.	nicht vollständig	14	41	55	62	53
(bien. I 1 \times Lam. A I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 18 \times bien. II 51	a) mittelgroß, halb	6	20	26	53	68
	b) ziemlich groß, halb	18	53	71	59	45
(bien. I 1 \times Lam. A I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 18 \times (Lam. A I 1 \times bien. I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1	mittelgroß, halb	19	65	84	20	19
(bien. \times Lam. X) <i>laeta</i> weißnervig F ₁ Nr. 6	etwa halb	10	48	58	59	51
(bien. \times Lam. X) <i>laeta</i> weißnervig F ₁ Nr. 1	a) etwa halb	9	50	59	38	39
	b) etwa halb	8	47	55	51	48
(bien. \times Lam. X) <i>laeta</i> weißnervig F ₁ Nr. 3 \times bien.	groß, etwa halb	29	52	81	68	46
(bien. \times Lam. X) <i>laeta</i> weißn. F ₁ Nr. 6 \wedge Lam. Vries 12	a) etwa halb	9	9	18	25	58
	b) lose Samen	7	52	59	81	58
(bien. \times Lam. X) <i>laeta</i> weißn. F ₁ Nr. 1 \wedge (bien. \wedge Lam. X) <i>velutina</i> weißn. F ₁ Nr. 2	a) halb	4	17	22	65	75
	b) halb	6	23	29	62	68
(bien. \wedge Lam. X) <i>laeta</i> rotn. F ₁ Nr. 3	a) fast ganz	?	91	—	98	52
	b) fast ganz	?	89	—	113	56
(bien. \times Lam. X) <i>laeta</i> rotn. F ₂ aus F ₁ Nr. 3	groß, halb	23	53	76	50	40
((bien. \times Lam. X) <i>laeta</i> weißn. F ₁ Nr. 3 \wedge bien.) F ₁ = bien.	mittelgroß, halb	10	13	23	57	71

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 136).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge- sunde Samen	Ge- sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu- sammen		
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> weißnervig F ₁ Nr. 1	a) halb	10	191	201	116	37
	b) halb	3	84	87	32	27
	c) halb	3	87	90	34	28
	d) halb	12	92	104	32	24
	e) halb	15	113	128	41	24
	f) etwas mehr als halb	8	89	97	34	25
	g) halb	9	111	120	39	25
	h) groß, ganz	10	110	120	37	24
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> rotnervig F ₁ Nr. 1	a) 1. Hälfte	13	115	128	50	28
	2. Hälfte	18	112	130	49	
	b) 1. Hälfte	38	84	122	24	18
	2. Hälfte	51	75	126	20	
	c) halb	50	84	134	46	26
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> rotnervig F ₁ Nr. 2	mittelgroß, halb	16	88	104	20	16
(bien. II 1 × Lam. H.-N. A I 31) <i>velutina</i> weißn. F ₁ Nr. 1	a) groß, halb	0	87	87	36	30
	b) mittelgroß, halb	4	75	79	24	23
	c) klein, ganz	1	44	45	9	17
	d) klein, ganz	0	34	34	7	17
	e) groß, ganz	2	197	199	84	29
(bien. I 1 × Lam. rotn. H.-N. B I 1) <i>velutina</i> weißn. F ₁ Nr. 1	b) groß, fast ganz	?	187	—	81	30
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> rotn. F ₁ Nr. 1 × bien.	a) klein, ganz	32	68	100	16	14
	b) klein, ganz	28	58	96	15	14
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> weißn. F ₁ Nr. 1 × (bien. × Lam. X) <i>laeta</i> weißn. F ₁ Nr. 2	a) etwa halb	6	1	7	68	91
	b) etwa halb	6	4	10	73	88
(bien. × Lam. X) <i>velutina</i> weißn. F ₂ aus F ₁ Nr. 3	ziemlich groß, halb	3	88	91	42	32
(bien. × mur.) F ₁ Nr. 13	a) klein, ganz	5	12	17	18	51
	b) klein, fast ganz	6	23	29	16	37
(bien. × mur.) F ₁ Nr. 13 × bien. II 51	a) ziemlich groß, halb	6	4	10	46	82
	b) wie a)	8	4	12	51	81
[(bien. × mur.) Vries F ₅ × bien. I 1] F ₁ Nr 1 (= bien.)	a) ganz	36	54	90	122	74
	b) groß, halb	38	12	50	88	64

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 137).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge- sunde Samen	Ge- sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu- sammen		
(<i>bien.</i> I 1 \times <i>suaveolens</i> I 5) <i>suavis</i> F ₁ Nr. 107	groß, halb	13	98	111	63	33
ebenso Nr. 1	ganz	12	105	117	66	36
(<i>bien.</i> I 1 \times <i>suaveolens</i> I 5) <i>suavis</i> F ₁ Nr. 107 \times (<i>suaveol.</i> \times <i>bien.</i>) <i>redempta</i> F ₁ Nr. 18, zweijährig	groß, etwa $\frac{1}{8}$	10	12	22	83	80
(<i>bien.</i> I 1 \times <i>suaveolens</i> I 5) <i>flava</i> F ₁ Nr. 2	halb	17	45	62	98	61
<i>Lamarckiana</i> de Vries I 2	ziemlich groß, halb	12	87	99	69	41
<i>Lamarckiana</i> Vries I 1 \times <i>biennis</i> I 1	nicht groß, etwa $\frac{2}{8}$	4	17	21	80	79
<i>Lam.</i> Vries I 2 \times (<i>bien.</i> \times <i>Lam.</i> X) <i>lacta</i> weißn. F ₁ Nr. 6	126 lose Samen	?	34	—	92	73
<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson weißnervig, A I 1, einjährig	a) halb b) klein halb c) halb d) ganz	24 5 ? 3	82 69 69 123	106 74 — 126	53 40 66 61	33 35 49 33
A I 3, einjährig	a) ziemlich groß, ganz b) halb c) klein, halb d) klein, ganz	? ? ? 5	79 53 39 51	— — — 56	73 41 25 32	48 44 40 36
A I 31, zweijährig	a) ganz b) ganz	78 39	108 103	186 142	78 118	30 45
A II 1, einjährig	a) sehr groß, halb b) sehr groß, halb c) ziemlich groß, halb	5 8 6	75 87 63	80 95 69	75 79 47	48 45 40
A II 2, einjährig	sehr groß, halb	4	79	83	67	45
<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson C II rotnervig 1	a) nicht groß, halb b) groß, halb	7 20	68 96	75 116	22 42	23 27
<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson A I 1 \times <i>biennis</i> I 1	a) b) c) d)	— — — —	73 31 43 74	— — — —	77 32 36 92	51 51 46 55

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 138).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge- sunde Samen	Ge- sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu- sammen		
<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson	a) ganz	25	98	123	126	51
A I 31 \times <i>biennis</i> II 1	b) ganz	1	83	84	107	55
A II 1 \times <i>biennis</i> II 51	a) sehr groß, halb	4	56	60	67	52
	b) mittelgroß, halb	8	17	25	27	52
A I 3 \times <i>muricata</i> II	ganz	—	3	—	51	96
A I 31 \times <i>muricata</i> III	ganz, klein	—	1	—	44	98
C II weißn. I \times <i>muricata</i> III	ganz, größer		5	—	94	94
A II 1 \times <i>muricata</i> III 31	verhältnismäßig groß, halb	3	3	6	64	91
A I 2 \times <i>suaveolens</i> I 5	a) groß, 53 Samen untersucht von 256	3	1	4	49	93
	b) 323 lose Samen	—	4	—	319	99
A II 1 \times <i>suaveolens</i> II 101	sehr groß, halb	2	9	11	121	92
A II 2 \times <i>suaveolens</i> II 103	sehr groß, halb	2	4	6	124	95
A I 31 \times <i>gigantea</i> Her.-Nilss. rotn. I 15	a) klein, ganz	?	9	—	14	61
	b) klein, ganz	0	29	29	19	40
	c) größer, ganz	?	43	—	33	43
	d) größer, ganz	5	51	56	51	48
A II 1 \times (<i>bienn.</i> II 1 \times <i>Lam.</i> Her.-Nilss. A I 31) <i>laeta</i> 1	ziemlich klein, halb	6	27	33	38	53
A I 2 \times (<i>bienn.</i> \times <i>Lam.</i> X) <i>velutina</i> weißnervig 2	a) groß, halb	2	73	75	53	41
	b) 140 lose Samen	—	91	—	49	35
(<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson A I 1 \times <i>biennis</i> I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1	a) groß, halb	28	49	77	46	38
	b) groß, halb	27	46	73	38	34
	c) groß, halb	36	62	98	41	30
	d) groß, halb	25	65	90	31	26
(<i>Lamarckiana</i> A I 1 \times <i>biennis</i> I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1 \times <i>biennis</i> II 51	a) ziemlich groß, halb	30	18	48	47	49
	b) ziemlich groß, halb	40	21	61	54	47
(<i>Lam.</i> A I 1 \times <i>biennis</i> I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 1 \times (<i>bienn.</i> I 1 \times <i>Lam.</i> A I 1) <i>fallax</i> F ₁ Nr. 18	mittelgroß, halb	22	46	68	41	38

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 139).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge- sunde Samen	Ge- sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu- sammen		
(<i>Lam.</i> × <i>bien.</i>) <i>fallax</i> H.-N. F ₃ Nr. 1, einjährig Nr. 16, zweijährig	ziemlich klein, nicht ganz vollständig a) ganz b) ganz c) ganz d) ganz	3 9 15 11 22	152 235 188 207 248	155 244 203 218 270	6 22 21 20 18	4 8 9 8 7
(<i>Lam.</i> × <i>bien.</i>) <i>fallax</i> H.-N. F ₃ Nr. 1 × <i>biennis</i> I 1	nicht ganz vollständig	10	37	47	69	59
(<i>Lam.</i> × <i>bien.</i>) <i>fallax</i> H.-N. F ₃ Nr. 1 × <i>Lam.</i> A I 1	mittelgroß, etwa halb	0	48	48	22	31
<i>muricata</i> II 1	groß, etwa halb	7	22	29	153	83
III 1	groß, halb	12	55	67	116	63
III 31	a) groß, halb b) klein, ganz	18 5	20 3	38 8	115 52	75 87
<i>muricata</i> III 1 × <i>Lamarck.</i> H.-N. weißn. A I 31	ziemlich groß	50	31	81	74	48
<i>muricata</i> III 31 × <i>Lamarck.</i> H.-N. weißn. A II 1	a) ziemlich klein, halb b) wie a)	10 10	9 14	19 24	77 92	80 80
(<i>muricata</i> III 1 × <i>Lamarck.</i> A I 31) <i>velutina</i> F ₁ Nr. 1	nicht groß, halb	10	45	55	42	43
(<i>muricata</i> × <i>biennis</i>) F ₄ von de Vries	a) ganz b) ganz	20 20	44 68	64 88	29 38	31 30
<i>rubrinervis</i> I 1	a) groß, halb b) groß, halb c) kleiner, halb d) 248 lose Samen	4 10 5 —	47 39 38 79	51 49 43 —	139 106 81 169	73 68 65 68
I 3	halb	9	46	55	115	68
II 26	mittelgroß, halb	5	78	83	120	59
<i>rubrinervis</i> I 2 × <i>biennis</i> I 1	lose Samen	?	10	—	208	95
<i>rubrinervis</i> II 26 × <i>biennis</i> II 52	nicht groß, etwas mehr als die Hälfte	6	4	10	171	94
<i>rubrinervis</i> I 4 × <i>Lamarck.</i> H.-N. A I 2	a) ziemlich klein, etwa $\frac{1}{4}$ b) groß, halb c) groß, halb	4 20 20	19 77 56	23 97 76	33 121 105	59 55 58

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 141).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge- sunde Samen	Ge- sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu- sammen		
<i>rubrinervis</i> I 6 \times <i>nanella</i> I 1	groß, halb	9	45	54	88	62
<i>(rubrinervis</i> I 2 \times <i>biennis</i> I 1)	a) mittelgroß, halb	15	82	97	24	20
<i>fallax</i> F ₁ Nr. 21, zweijährig	b) wie a)	16	68	84	32	27
<i>(rubrin.</i> I 2 \times <i>biennis</i> I 1) <i>sub-</i>	a) ziemlich groß, halb	15	28	43	70	62
<i>fallax</i> F ₁ Nr. 21, zweijährig	b) wie a)	14	40	54	84	61
<i>suaveolens</i> I 4	a) nicht groß, von 250 Samen 204 geöffnet	4	149	153	51	25
	b) nicht groß, 100 ge- öffnet	?	74	—	26	26
	c) nicht groß, halb	15	92	107	32	23
I 2	a) groß, halb	?	96	—	83	46
	b) groß, halb	22	84	106	82	44
I 3	a) groß, 100 Samen geöffnet	?	58	—	42	42
	b) groß, halb	40	110	150	87	37
II 100, im Topf im Gewächshaus	a) ganz, unterste Frucht	?	150	—	87	37
	b) 200 geöffnet von 389	—	129	—	71	36
	c) 200 geöffnet von 394	—	128	—	72	36
	d) 200 geöffnet von 406	—	131	—	69	35
	e) 200 geöffnet, oberste Frucht	—	143	—	57	29
II 101	a) mittelgroß, halb	31	71	102	22	18
	b) mittelgroß, halb	45	99	144	25	15
II 103	ziemlich groß, etwas mehr als die Hälfte	35	124	159	63	28
<i>suaveolens</i> I 1 \times <i>biennis</i> I 1	a) klein, halb	0	6	6	37	86
	b) 63 Samen von 125 aus einer halb. Frucht	3	8	11	52	83
	c) groß, halb	0	18	18	59	77
	d) ganz	?	29	—	140	83
<i>suaveolens</i> I 4 \times <i>biennis</i> I 1	a) 105 Samen von 181 einer ganzen Frucht	5	9	14	91	87
	b) klein, halb	15	7	22	59	73
	c) 164 lose Samen	—	30	—	134	81
<i>suaveolens</i> II 101 \times <i>biennis</i>	a) mittelgroß, halb	11	7	18	134	88
II 51	b) mittelgroß, halb	20	16	36	108	75

Zu Tabelle II (Fortsetzung von S. 141).

Material	Frucht	Tauben Samen			Ge-sunde Samen	Ge-sunde Samen in %
		sehr klein	größer	zusammen		
<i>suaveolens</i> I 5 \times <i>Lamarck</i> . Her.-Nilss. A I 2	a) mittelgroß, halb, 176 Samen, davon 102 untersucht	2	7	9	93	91
<i>suaveolens</i> II 103 \times <i>Lamarck</i> . Her.-Nilss. A II 1	b) 321 lose Samen groß, halb	—	28	—	293	91
		6	4	10	129	93
(<i>suaveolens</i> I 4 \times <i>biennis</i> I 1) <i>redempta</i> F 1 Nr. 1	etwa halb	15	23	38	90	70
(<i>suaveolens</i> I 5 \times <i>Lamarck</i> . A I 2) <i>bienni-laeta</i> F ₁	groß, etwa halb	20	51	71	30	30
(<i>suaveolens</i> \times <i>Lamarckiana</i>) <i>bienni-velutina</i> F ₁	mittelgroß, halb	7	78	85	30	26
(<i>suaveolens</i> \times <i>Lamarckiana</i>) <i>suavi-laeta</i> F ₁	ziemlich groß, halb	3	46	49	88	64
(<i>suaveolens</i> \times <i>Lamarckiana</i>) <i>suavi-velutina</i> F ₁	groß, halb	2	63	65	53	45

In der folgenden Tabelle III sind die Daten der Tabelle II noch einmal in gekürzter übersichtlicherer Form dargestellt, und zwar sind nur die Prozentzahlen der keimhaltigen Samen angegeben, an erster Stelle die von mir beobachteten, an zweiter Stelle zum Vergleich die von de Vries (1916b) mitgeteilten Zahlen.

Tabelle III.

	Selbst beobachtet	Von de Vries mitgeteilt
<i>biennis</i>	55—77	82—96
„ <i>Lamarckiana</i>	63	82—94
„ \times <i>muricata</i>	71—84	93
„ <i>rubrinervis</i>	62	
„ <i>suaveolens</i>	74—83	93
„ \times (<i>biennis</i> \times <i>Lamarckiana</i>) <i>fallax</i>	62—69	—
„ „ „ <i>laeta</i> weißnervig	61—63	—
„ „ „ <i>velutina</i> rotnervig	43	—

Zu Tabelle III (Fortsetzung von S. 142).

		Selbst beobachtet	Von de Vries mitgeteilt
<i>biennis</i> × (<i>Lamarckiana</i> × <i>biennis</i>) <i>fallax</i> F ₃		41	—
(<i>biennis</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>fallax</i> F ₁		26—27	—
" " " F ₂		21—26	—
" " <i>laeta</i> F ₁		39—56	11—40
" " " F ₂		40	—
" " <i>velutina</i> F ₁		16—37	1—25
" " " F ₂		32	—
" " <i>fallax</i> F ₁ × <i>biennis</i>		45—68	—
" " " F ₁ × (<i>Lam.</i> × <i>bienn.</i>) <i>fallax</i> F ₁		19	—
" " <i>laeta</i> F ₁ × <i>biennis</i>		46	—
" " " × <i>Lamarckiana</i>		58	—
" " " × (<i>bienn.</i> × <i>Lam.</i>) <i>velutina</i>		68—75	—
" " <i>velutina</i> F ₁ × <i>biennis</i>		14	—
" " " (<i>biennis</i> × <i>Lam.</i>) <i>laeta</i>		88—91	—
[(<i>biennis</i> × <i>Lamarck.</i>) <i>laeta</i> F ₁ × <i>biennis</i>] F ₁ = <i>biennis</i>		71	—
(<i>biennis</i> × <i>muricata</i>) F ₁		37—51	—
" " F ₂ —F ₅		51 57	47—53
" " × <i>biennis</i>		81—82	—
[(<i>biennis</i> × <i>muricata</i>) × <i>biennis</i>] F ₁ (= <i>biennis</i>)		64—74	—
(<i>biennis</i> × <i>suaveolens</i>) <i>suavis</i> F ₁ (= <i>suaveolens</i>)		33—36	—
" " <i>flava</i> F ₁		61	—
" " <i>suavis</i> F ₁ × (<i>suaveolens</i> × <i>biennis</i>) <i>redempta</i> F ₁		80	—
<i>Lamarckiana</i> de Vries (weißnervig)		41	17(9)—51
" " × <i>biennis</i>		79	65—92
" " × <i>muricata</i>		—	99
" " × <i>suaveolens</i>		—	97
" " × (<i>biennis</i> × <i>Lamarckiana</i>) <i>laeta</i>		73	—
<i>Lamarckiana</i> Her.-Nilsson rotnervig		23—33	—
" " weißnervig		30—49	—
" " × <i>biennis</i>		46—55	—
" " × <i>gigantea</i>		40—61	—
" " × <i>muricata</i>		91—98	—
" " × <i>suaveolens</i>		92—99	—
" " × (<i>biennis</i> × <i>Lam.</i>) <i>laeta</i>		53	—
" " × (<i>biennis</i> × <i>Lam.</i>) <i>velutina</i>		41	—
(<i>Lamarckiana</i> × <i>biennis</i>) <i>fallax</i> F ₁		26—38	20—64
" " " F ₃ von Her.-Nilsson		4—9	—
" " " F ₁ × <i>biennis</i>		47—49	—
" " " F ₃ von H.-N. × <i>biennis</i>		59	—
" " " F ₃ × <i>Lamarckiana</i>		31	—

Zu Tabelle III (Fortsetzung von S. 143).

	Selbst beobachtet	Von de Vries mitgeteilt
(<i>Lamarckiana</i> × <i>biennis</i>) <i>fallax</i> F ₁ × (<i>bienn.</i> × <i>Lamarck.</i>)		
<i>fallax</i> F ₁	40	—
(<i>Lamarckiana</i> × <i>muricata</i>) <i>gracilis</i> F ₁	0	0
<i>muricata</i>	63—87	91—97
" × <i>biennis</i>	0	95
" × <i>Lamarckiana</i>	48—80	96
(<i>muricata</i> × <i>biennis</i>) de Vries F ₃ —F ₄	30—31	46
" × <i>Lamarckiana</i>) <i>laeta</i> F ₁	0	22
" " " F ₂ —F ₄	—	20—45
" " <i>velutina</i> F ₁	43	62
" " " F ₂ —F ₇	—	31—52
<i>rubrinervis</i>	59—73	53—73
" × <i>biennis</i>	94—95	—
" × <i>Lamarckiana</i>	55—59	—
" × <i>nanella</i>	62	—
(<i>rubrinervis</i> × <i>biennis</i>) <i>fallax</i> F ₁	20—27	—
" " <i>subfallax</i> F ₃	61—62	—
<i>suaveolens</i>	15—46	12—39
" × <i>biennis</i>	73—88	93
" × <i>Lamarckiana</i>	91—93	89—90
(<i>suaveolens</i> × <i>biennis</i>) <i>redempta</i> F ₁ (= <i>biennis</i>)	70	—
" × <i>Lamarckiana</i>) <i>bienni-laeta</i> F ₁	31	—
" " <i>bienni-velutina</i> F ₁	26	—
" " <i>suavi-laeta</i> F ₁	64	—
" " <i>suavi-velutina</i> F ₁	45	—

Die in den Tabellen II und III zusammengestellten Zählungen lassen folgende Tatsachen erkennen. 1. In den beiden Hälften einer und derselben Frucht (jede Hälfte umfaßt zwei von den vier Fruchtfächern) ist sowohl die absolute Zahl der Samen wie auch das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen sehr übereinstimmend; man vergleiche die Angaben für *biennis*, S. 135, und für (*biennis* × *Lamarckiana* X) *velutina* rotnervig 1, S. 137. 2. In verschiedenen Früchten eines und desselben Individuum dagegen ist bei Selbstbestäubung oder bei Bestäubung mit dem Pollen desselben fremden Individuum das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen gewöhnlich nichts weniger als konstant; verhältnismäßig weit geht die Konstanz bei dem im Topf zur Blüte gebrachten Exemplar II 100 von *O. suaveolens* und bei (*biennis* × *Lamarckiana* X) *velutina* weißnervig 1. Früchte, in denen

die absolute Zahl der gesunden Samen ungefähr die gleiche ist, haben auch oft einen ähnlichen Prozentsatz an gesunden Samen. Am höchsten ist die Zahl der gesunden Samen im Verhältnis zu der der tauben Samen in großen Früchten, die eine große absolute Zahl von gesunden Samen enthalten; am kleinsten ist der Prozentsatz von gesunden Samen bei geringer absoluter Zahl der gesunden Samen, in kleinen Früchten. 3. Größer als zwischen Früchten, die an einem Individuum bei Bestäubung mit demselben Pollen gebildet worden sind, erweisen sich die Unterschiede bei Verwendung des Pollens verschiedener Sippen. *O. Lamarckiana* bildet bei Selbstbestäubung 30—49% keimhaltiger Samen, bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. biennis* 46—55%, bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. muricata* und von *O. suaveolens* 91—99%. *O. suaveolens* erzeugt bei Selbstbestäubung 15—46% gesunder Samen, bei Kreuzung mit *biennis* ♂ 73—88%, und mit *Lamarckiana* ♂ 91 bis 93%. *O. rubrinervis* hat nach Selbstbestäubung 59—73%, nach Bestäubung mit dem Pollen von *O. biennis* 94—95% gesunder Samen. In allen Fällen, in denen durch Verwendung des Pollens einer fremden Sippe der Prozentsatz der gesunden Samen beträchtlich gesteigert wird, ist die Nachkommenschaft zweiförmig, während sie bei einer Kreuzung, die den Gehalt an gesunden Samen nicht erhöht (z. B. *O. Lamarckiana* × *biennis*), ebenso wie bei Selbstbestäubung einförmig ist. Es ist also nicht mehr daran zu zweifeln, daß die tauben Samen genotypische Bedeutung haben, mindestens zum Teil als Repräsentanten lebensunfähiger zygotischer Kombinationen angesehen werden müssen. Dieselben Samenanlagen, die bei Befruchtung durch den Pollen der einen Art taube Samen liefern, ent-

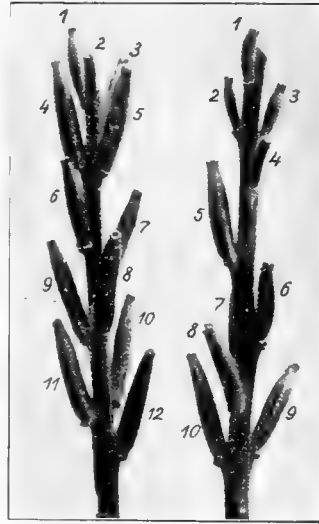


Fig. 2. Früchte der *O. Lamarckiana*-weißnervig von Heribert-Nilsson, nach Bestäubung mit verschiedenem Pollen, 1916. Von oben nach unten: links Frucht 1 3: *Lam.* × *muricata* (kurz und dünn); 4, 5, 8: gleichzeitig × *suaveolens* und × *biennis* (lang und dick); 6 und 7: < *biennis* (deutlich kleiner); 9 und 10: × *suaveolens*; 11 und 12: selbstbestäubt; rechts 1—3: × *muricata* (wieder kurz und dünn); 4: × *biennis* (nicht viel größer); 5, 6, 7: gleichzeitig × *suaveolens* und × *biennis*; 8, 9, 10: × *suaveolens*.

wickeln sich bei Verwendung des Pollens einer anderen Art zu keimfähigen Samen.

Die Früchte eines Individuum sind in derselben Region des Fruchtstandes natürlich um so größer, je zahlreicher und je größer die Samen sind. Wenn wir bei *O. Lamarckiana* die bei Selbstbefruchtung erreichte Fruchtgröße als die normale ansehen, so wird durch Bestäubung mit dem Pollen der *O. suaveolens* die Dicke der Früchte vielleicht etwas gesteigert, weil jetzt die allermeisten Samen voll ausgebildet werden, nicht ein größerer Teil sehr früh gehemmt wird. Kleiner als bei Selbstbefruchtung sind die Früchte nach Bestäubung mit *biennis*-Pollen (Fig. 2); das Verhältnis zwischen großen gesunden und kleinen tauben Samen bleibt ungefähr das gleiche, aber die Zahl der befruchteten Samenanlagen scheint bei Kreuzung mit *biennis* ♂ meist geringer zu sein als bei Selbstbestäubung. Auffallend klein sind die Früchte der *O. Lamarckiana* immer nach Bestäubung mit dem Pollen der *O. muricata* (Fig. 2); zwar sind alle Samen gesund und sehr groß, aber die absolute Zahl der Samen ist klein, weil die Samenanlagen nur in der oberen Hälfte des Fruchtknotens befruchtet werden (vergl. unten S. 151). An zwei Hauptstengeln, im unteren Teil der Infloreszenz (die Stücke sind in Fig. 2 wiedergegeben), wurden folgende Längen der Früchte gemessen: *O. Lamarckiana* selbstbestäubt 42, 41, 43, 40, 42 mm; *L. × suaveolens* 43, 41, 43, 39, 37 mm; *L.* gleichzeitig mit dem Pollen von *suaveolens* und von *biennis* bestäubt 40, 42, 40, 42, 39, 38, 33 mm; *L. × biennis* 34, 39, 36, 20 mm; *L. × muricata* 27, 20, 30, 23, 20, 21 mm.

Die Frage, warum das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen bei gleichartiger Bestäubung so auffallend inkonstant ist, läßt sich vorerst nicht mit Sicherheit beantworten. Vermutlich werden gelegentlich einzelne Embryonen, die nach ihrer genotypischen Konstitution voll entwicklungsfähig wären, durch zufällige Störungen physiologischer Art gehemmt. Hierfür sprechen Erfahrungen, die de Vries (1915 b) mitteilt. Er findet nämlich bei *O. Lamarckiana*, wenn sie auf gut gedüngtem Boden kultiviert wird, 43—46% gesunder Samen, bei weniger günstigen Bedingungen fällt dieser Gehalt auf 32—39% (S. 171, 172). Eine neue *rubrinervis*-artige Mutante lieferte ihm auf kräftigen gut ernährten Pflanzen bis 97% keimhaltiger Samen, auf schwachen schlecht ernährten nur etwa 25% (S. 175)¹⁾. — Eine andere wichtige Fehlerquelle liegt wahrscheinlich, wenigstens bei gewissen Kombinationen, in der Un-

¹⁾ Ob das wirklich demselben Genotypus angehörende Individuen waren?

sicherheit, mit der die Trennung der tauben Samen von den unbefruchteten Samenanlagen behaftet ist. Und die erwähnte relative Zunahme der tauben Samen mit der Abnahme der absoluten Zahl der gesunden Samen könnte vielleicht so gedeutet werden: wo wenige Samen sich voll entwickeln, ist die Konkurrenz um die Nahrung für die schwächeren und schwächsten Embryonen weniger gefährlich, so daß viele oder alle befruchteten Samenanlagen bis zu kleinen Sämchen heranwachsen, während beim Wettbewerb zahlreicher gesunder Embryonen und Endosperme die allerungünstigsten zygotischen Kombinationen überhaupt nicht in die Embryoentwicklung einzutreten vermögen¹⁾. Über diesen Punkt kann die zytologische Untersuchung natürlich vollkommene Klarheit bringen. — Ein weiterer Faktor, nämlich verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit der genotypisch verschiedenen Pollenschläuche, kann den Gehalt an tauben Samen z. B. dann in variabler Weise beeinflussen, wenn das Gen für Rotnervigkeit, das in positiven Homozygoten nicht existenzfähig ist, ins Spiel kommt: das wird im nächsten Abschnitt (S. 155) auseinandergesetzt. — Vorläufig bin ich außerstande in einem gegebenen Fall zu entscheiden, welcher Prozentsatz von tauben Samen die Verhältnisse der Keimzellen am ehesten wiedergibt.

In einer eingehenden Studie hat de Vries sich neuerdings mit den tauben Samen der Önotheren beschäftigt (1916 b). Im großen und ganzen stimmen seine Befunde mit den meinigen recht gut überein, wie die Tabelle III ersehen läßt, doch sind seine Zahlen mit den meinigen wohl nicht genau vergleichbar, weil er wahrscheinlich die allerkleinsten Samenrudimente nicht als taube Samen gezählt hat. Er reinigt nämlich das auszuzählende Samenmaterial „durch Abblasen“ von dem Pulver der sterilen Samenanlagen (S. 243), und dabei mögen die kleinsten Samen mitunter schon vor der Zählung beseitigt werden. Nach seinen Protokollen ist der Prozentsatz der keimhaltigen Samen im unteren Teil der Fruchtföhren mitunter deutlich größer als gegen die Spitze (bei *O. Lamarckiana* S. 256, *O. rubrinervis* und *erythrina* S. 263, *O. suaveolens* S. 276; dazu stimmt auch mein Befund an *O. suaveolens* II 100, S. 141), und „um so höher, je besser die Kultur und je größer die dadurch erzielte individuelle Kraft der Pflanzen ist“ (S. 259). — De Vries lehnt die Deutung, die ich (1914) für das Auftreten der tauben Samen gegeben habe, durch-

¹⁾ De Vries (1916 b, S. 256) meint, daß in kleinen Früchten der *O. Lamarckiana* die tauben Samen kleiner sind als in großen samenreichen Kapseln; eine Verschiedenheit der Zahlenverhältnisse hebt er nicht hervor.

aus ab und macht für diese Eigentümlichkeit bei *O. Lamarckiana* und *suaveolens* eine erbliche „semiletale Eigenschaft“ verantwortlich, während er in anderen Fällen eine zufällige Hemmung der jungen Samen annimmt. Ich habe auf seine Ausführungen schon kurz geantwortet (1916) und möchte hier meine Argumente nicht wiederholen¹⁾.

IV. Die Beschaffenheit der Keimzellen.

Wie die Samenanlagen, so sind auch die Pollenkörner häufig zu einem großen Teil steril. *O. Lamarckiana* und *biennis* haben nach Geerts (S. 179, 183) etwa 50%, *muricata* nach Geerts (S. 183) und Davis (1915b, S. 7 des Sonderabdrucks) noch mehr untaugliche Pollenkörner; Gates (1915) hat bei *O. Lamarckiana* 24,9—57,6% guten Pollen gefunden (zitiert nach Winkler 1916, S. 509). Daß teilweise Unfruchtbarkeit des Pollens und der Ovula als ein Zeichen von Heterozygotie gedeutet werden kann, haben z. B. Jeffrey (1914) und Davis (1915b) nachdrücklich betont. Ein Beweis für oder gegen diese Auffassung, die z. B. de Vries ablehnt (1915a, S. 176), wird sich schwerlich erbringen lassen. Aber nehmen wir einmal an, die sterilen Pollenkörner seien tatsächlich genotypisch anders konstituiert als die gesunden, so läßt sich etwa aus dem einfachsten Zahlenverhältnis 1 : 1 der Schluß ziehen, daß ebensoviele haploide Genotypen im Pollen beseitigt werden als in anscheinend keimfähigem Zustand erhalten bleiben. Bei den Samenanlagen ist die Beurteilung schwieriger, weil bei ihrem Sterilwerden ganze Sporentetraden verworfen werden, nicht Einzelsporen wie im Pollen. Im allgemeinen hängt die Entscheidung darüber, ob eine Megaspore sich zum Embryosack entwickeln soll, von der Lage der betreffenden Zelle in der Reihe der vier Sporen ab. Wenn nun, im einfachsten Fall, zweierlei Megasporen gebildet werden, entwicklungsfähige und zur Sterilität verurteilte, so muß nur dann die Hälfte der Samenanlagen steril werden, falls entweder die oberste Spore zum Embryosack heranreift oder überhaupt keine. Es ist aber sehr wohl denkbar, daß bei Unterschieden in der Entwicklungsfähigkeit der Megasporen die Lage der einzelnen Zelle nicht dasselbe Gewicht hat wie bei homozygotischen Formen, und falls von den gesunden Megasporen immer eine begünstigt

¹⁾ In der Zwischenzeit hat de Vries (1917) auf Grund neuer Erfahrungen, ohne meine Mitteilung in den Berichten 1916 zu kennen, seine Auffassung in einem Sinn modifiziert, daß sie sich mit der von mir vorgeschlagenen praktisch deckt; vergl. die Nachschrift.

wird, auch wenn sie nicht am Ende der Tetrade liegt, so werden sämtliche Samenanlagen gesund. Die zu partieller Sterilität führende Spaltung, die sich im Pollen nicht verheimlichen läßt, könnte in den Samenanlagen ganz wohl verheimlicht werden¹⁾. Vielleicht beruht das Auftreten von 25% steriler Ovula bei *O. muricata*, gegenüber dem Sterilwerden von 50% des Pollens, auf einer gewissen Bevorzugung der zu weiterer Entwicklung befähigten Megasporen gegenüber den genotypisch untauglichen. Zytologische Untersuchung könnte leicht Klarheit über diese Frage bringen. Daß gerade 25% statt 50% der Megasporen steril werden, könnte durch die Annahme gewisser Beziehungen zwischen Reduktionsteilung und Spaltung ohne Schwierigkeit plausibel gemacht werden, doch sind solche Phantasien müßig, bevor der Nachweis geführt ist, daß tatsächlich andere Megasporen als die oberste zur Entwicklung zugelassen werden.

Niemand zweifelt mehr daran, daß es unerlaubt ist, aus der Zusammensetzung der in Form voll entwickelter Individuen erzogenen Nachkommenschaft auf die Zahl der in den Eltern gebildeten verschiedenen Keimzelltypen ohne weitere Kautelen zu schließen. Wir verdanken die Entdeckung der aus den Mendelschen Regeln erschlossenen Vererbungsgesetze dem glücklichen Zufall, daß bei Kreuzungen von Rassen, die sich nur durch Farbmerkmale und ähnliches unterscheiden, sämtliche gametischen (haploiden) Faktorenkombinationen in gleicher Weise funktionstüchtig und sämtliche zygotischen (diploiden) Kombinationen in gleicher Weise entwicklungsfähig sind, so daß das Aufspalten der Keimzellen noch in der diploiden F₂-Nachkommenschaft sich ohne Fälschung abbildet. Sobald wir regelmäßig einen Teil der Samen taub finden, müssen wir mit der Möglichkeit einer genotypisch bedingten Zygotenausschaltung rechnen, und sobald wir einen Teil des Pollens (und der Samenanlagen) steril finden, müssen wir die Möglichkeit einer Eliminierung gewisser Gametentypen im Auge behalten. Aber mit der Berücksichtigung dieser Momente ist noch nicht alles getan. Wir müßten uns z. B., um ganz exakt zu sein, vergewissern, ob alle gesund scheinenden Pollenkörner auch wirklich Pollenschläuche zu treiben vermögen, die die Samenanlagen erreichen. Weiter ist es stillschweigende, aber durch nichts bestätigte, ja nicht einmal geprüfte Annahme der meisten Vererbungsforscher, daß alle Pollenschläuche eines Androeum gleiche durchschnittliche Keimungs- und Wachstumsgeschwindigkeit

¹⁾ Diese Möglichkeit deutet schon Tischler an (diese Zeitschrift, 1911, Bd. 5, S. 328).

keit haben, auch wenn sie verschiedene haploide Genotypen repräsentieren. Zwischen verschiedenen Arten bestehen in Hinsicht auf die Ausgiebigkeit und die Geschwindigkeit des Längenwachstums der männlichen Prothallien zweifellos mitunter Verschiedenheiten. Von *O. muricata* erreichen nur wenige Pollenschläuche mit knapper Not die Samenanlagen der *O. Lamarckiana*, deren langer Griffelweg offenbar fast über die Kräfte des auf eine viel kürzere Wanderung eingerichteten *muricata*-Pollens geht¹⁾; denn auch bei der reichlichsten Bestäubung mit dem Pollen der *O. muricata* bleiben die Samenanlagen in der unteren Hälfte des Fruchtknotens von *O. Lamarckiana* immer unbefruchtet, die Früchte klein und am Grunde dünn. Auch mit dem Pollen von *O. biennis* bildet *O. Lamarckiana* meistens keine sehr großen und samenreichen Früchte. Bei gleichzeitiger reichlicher Bestäubung der *O. Lamarckiana* mit dem Pollen der *O. biennis* und dem der *O. suaveolens* scheint *suaveolens* allein oder wenigstens fast allein zur Befruchtung zu gelangen, *biennis* zurückzubleiben. Ich habe die so gewonnenen Samen noch nicht ausgesät, aber ihre Beschaffenheit gibt eine klare Antwort. *O. Lamarckiana* erzeugt nämlich mit dem Pollen der *O. suaveolens* fast lauter gesunde Samen, mit dem von *O. biennis* zur Hälfte taube. Bei gleicher Menge und gleicher Wachstumsgeschwindigkeit der beiden Pollenarten müßten die Samen also ungefähr zu $\frac{3}{4}$ gesund und zu $\frac{1}{4}$ taub ausfallen, tatsächlich ist der Prozentsatz der gesunden (bei einer Zählung 154 auf 15 taube) aber so hoch, wie wenn der Pollen der *O. suaveolens* allein auf die Narbe gebracht wird. Bei spärlicher Pollinierung müßte auch der langsamer wachsende Pollen zur Befruchtung zugelassen werden, das wurde aber dadurch verhindert, daß zwei Narbenschkel mit dem einen und zwei mit dem anderen Pollen so dicht wie möglich eingepudert wurden. — Auf etwas andere Weise hat Heribert-Nilsson ermittelt, daß die Pollenschläuche der *O. Lamarckiana* im eigenen Griffel rascher wachsen als die Pollenschläuche der *O. gigas* im *Lamarckiana*-Griffel (1911, S. 25).

Wenn nun eine Art wie *O. Lamarckiana* oder ein künstlich erzeugter Bastard zweierlei Pollen erzeugt, so brauchen die beiden Pollentypen unter gleichen Außenbedingungen nicht notwendig gleich rasch zu keimen und zu wachsen, und die Keim- und Wachstumsgeschwindig-

¹⁾ Jost (1907, S. 107) findet ja auch, daß man Pollenschläuche von *Hippeastrum auricum* und von *Lilium Martagon* durch Aneinanderfügen von zwei Griffeln nicht dazu bringen kann, den zweiten Griffel auch noch ganz zu durchwachsen.

keiten der beiden Typen brauchen durch die Variation gewisser Außenbedingungen, etwa der Temperatur, nicht in genau derselben Weise beeinflusst zu werden. Außer von dem Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten der Pollenschläuche ist die Zusammensetzung der Nachkommenschaft auch von der Menge der die Samenanlagen erreichenden Pollenschläuche abhängig. Wenn nicht mehr Pollenschläuche als Samenanlagen vorhanden sind, müssen auch die langsamsten Schläuche noch unbefruchtete Ovula finden. Die betreffenden Samen dürften dann zur Hauptsache im unteren Teil der Frucht liegen (vergl. oben S. 134). Je mehr aber die Zahl der entwicklungskräftigen Pollenkörner über die der Samenanlagen überwiegt, desto ungünstiger werden die Aussichten, zur Befruchtung zu kommen, für den langsamer wachsenden Pollentypus. Bei Selbstbestäubung der weißnervigen *O. Lamarckiana* bleiben solche Unterschiede in den physiologischen Konstanten der Pollensorten, wenn sie vorhanden sind, ohne Wirkung auf die Zusammensetzung der Nachkommenschaft. Die genannte Art bildet Samenanlagen L und l, beide Typen wenigstens bei gewissen Rassen in gleicher Anzahl, und ebenso Pollenkörner L und l. Lebensfähig sind nur die Heterozygoten Ll, die Homozygoten LL und ll sterben frühzeitig. Wenn die Pollensorten L und l die gleiche Aussicht haben die Befruchtung auszuführen, entstehen 50% gesunde Ll-Samen, 25% taube LL- und 25% ll-Samen. Bleibt der Pollen l hinter dem Pollen L weit zurück, so werden alle Samenanlagen von dem Pollen L befruchtet. Es entstehen wieder 50% gesunde Samen und 50% taube; die letzteren stellen zwar alle die Kombination LL dar, doch fällt das Fehlen der ebenfalls tauben ll-Samen nicht auf. Wird aber *O. biennis* mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* belegt, so hängt das Zahlenverhältnis der Zwillinge *laeta* und *velutina* bei reichlicher Bestäubung von dem Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten der beiden Pollentypen ab; von verschiedener Entwicklungs- und Keimfähigkeit der erzeugten Samentypen wollen wir absehen. Die Wachstumsgeschwindigkeiten der *laeta* (L) und der *velutina* (l) erzeugenden Pollenschläuche brauchen nicht bei jeder Witterung und bei jedem Alter des Pollens dasselbe Verhältnis zu haben, außerdem wird die Bestäubung nicht immer gleichmäßig reichlich ausfallen, und so können Schwankungen in den Verhältniszahlen der Zwillinge vorkommen, wie sie tatsächlich beobachtet werden; daß diese Schwankungen auf die angedeutete Weise und nicht anders zustandekommen, soll natürlich nicht behauptet werden.

Zu den Außenbedingungen gehört auch das Substrat, d. h. das Leitungsgewebe im Griffel, und wenn ein Pollen a in einem Griffel A

rascher wächst als der Pollen b, so kann in einem Griffel B der Pollen b rascher wachsen. Das Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten zweier Pollenklassen braucht also bei Verbindung mit verschiedenen als Weibchen verwendeten Biotypen nicht immer das gleiche zu sein.

Schon vor langer Zeit (1902) hat Correns, als er in der F_2 einer Maiskreuzung auf unerwartete Zahlenverhältnisse (15,6—18% runzlige Dextrinfrüchte statt 25%) stieß, die Ursache für die Abweichung im Pollen des F_1 -Bastardes gefunden. Durch Rückkreuzung des Bastardes ♀ mit dem rezessiven Elter ♂ stellte er fest, daß die beiden Klassen von Eizellen im Bastard in gleicher Zahl gebildet werden. Er glaubte schließen zu dürfen, daß für den Pollen dasselbe gilt, daß aber die Bildung der rezessiven Homozygoten weniger leicht gelingt als die der übrigen möglichen Kombinationen. Er scheint dabei an selektive Befruchtung gedacht zu haben, und Baur (1914, S. 152) schließt sich dieser Vermutung an. Johannsen dagegen meint bei der Besprechung des Falles (1913, S. 519): „Offenbar konnten die Pollenkörner mit dem hier Stärkebildung bedingenden Gene oder Faktor schneller keimen oder sonst schneller wirken als die anderen Pollenkörner“ (nämlich als die mit dem rezessiven Faktor für Dextrinbildung im Endosperm). Correns hat klar gesehen, daß dem beweglichen Pollen, sobald er mehr als einen Typus umfaßt, mit den üblichen statistischen Methoden nicht sicher beizukommen ist. Bateson übersieht den springenden Punkt, wenn er meint, das Ergebnis der Rückkreuzung sei das gleiche, wenn vom Bastard der Pollen und vom rezessiven Elter die Eizellen verwendet werden (S. 164). Warum das nicht sein kann, wie das Experiment ja auch ergibt (Bastard ♀ × Elter ♂ gibt 49,24% Dextrinsamen unter 1769, Elter ♀ × Bastard ♂ 41,99% unter 331 Samen), das setzt Correns ausführlich auseinander. Die Rückkreuzung mit dem rezessiven Elter hat keinen anderen Zweck als den, einheitliches Pollenmaterial zu erhalten. Sobald der Pollen vom Bastard genommen wird, sind die Befruchtungsverhältnisse bei der Rückkreuzung mit dem Elter dieselben wie bei der Selbstbestäubung des Bastards.

Nebenbei bemerkt, hat Correns auch Störungen der Mendelzahlen durch ungleiche Entwicklungsfähigkeit der Zygoten in der Erwartung schon vorweggenommen (1902, S. 171).

Den Gedanken an eine selektive Befruchtung hat Heribert-Nilsson (1915, S. 30) mit Entschiedenheit aufgegriffen zur Erklärung der Spaltungszahlen bei den rotnervigen Stämmen von *O. Lamarckiana*. Diese Rotnerven spalten immer Weißnerven ab, sind also nur im heterozygotischen Zustand existenzfähig (Heribert-Nilsson 1912, 1915).

Wenn nun die Homozygoten RR ebenso oft gebildet würden wie die anderen lebensfähigen Kombinationen Rr, rR und rr und erst nachträglich zugrunde gingen, dann müßte das Verhältnis Rotnerven: Weißnerven = 2:1 sein. Tatsächlich findet Heribert-Nilsson ein Verhältnis, das sich mehr dem Wert 3:1 nähert, nämlich im Mittel 2,68:1. Er erklärt den Befund durch die Annahme, daß die R-Pollenschläuche von den R-Samenanlagen abgestoßen, an der Befruchtung gehindert werden, so daß später anlangende r-Pollenschläuche die Befruchtung noch vollziehen können. Statt der Eliminierung lebensunfähiger RR-Zygoten soll „Prohibition“ der positiven Homozygoten Platz greifen. Fürs erste sind alle Zahlen von Heribert-Nilsson nicht zuverlässig, weil nicht sicher ist, ob bei seinem Zuchtverfahren alle keimfähigen Samen wirklich zur Keimung und Weiterentwicklung gebracht wurden; in einzelnen Fällen von besonders auffallenden Spaltungszahlen sucht er selber die Ursache in „äußeren Faktoren“, die eine ungewollte Selektion bewirkt haben könnten (1915, S. 19). Bei der einzigen besser kontrollierten Aussaat, die ich selber (1915) gemacht habe, fand ich aber auch das Verhältnis 3:1, nämlich 63 Rotnerven und 22 Weißnerven. Nehmen wir also einmal an, das Verhältnis 3:1 sei das normal vorkommende, und suchen wir die Hypothese der Prohibition zu prüfen.

Außer im Faktor für die Nervenfarbe ist die rotternige *O. Lamarckiana* auch im L-Faktor heterozygotisch, wie ich 1914 auseinandergesetzt habe; daß es sich dabei in Wirklichkeit nicht um ein einzelnes Gen handelt, stört uns hier nicht. Bei ganz gleichmäßiger Zygotenbildung würde das Schema I gelten. Die als taube Samen ausgeschalteten Homozygoten RR, LL und ll sind durch Striche bezeichnet, die lebensfähigen doppelt heterozygotischen Rotnerven RrLl sind nur doppelt so zahlreich wie die Weißnerven rrLl, und das Verhältnis der gesunden Samen zu den tauben ist 6:10, die Samen sind also zu 37,5% gesund.

Schema I.

	RL	Rl	rL	rl
RL	—	—	—	RrLl
Rl	—	—	RrLl	—
rL	—	RrLl	—	rrLl
rl	RrLl	—	rrLl	—

Wenn nun Heribert-Nilssons Vorstellung das Richtige trifft, müssen wir das Schema II so schreiben, daß die R-Samenanlagen nur von r-Pollenschläuchen befruchtet werden; unter einander stehen die ♀, neben einander die ♂ Gameten.

Schema II.

	rL	rl	rL	rl		RL	Rl	rL	rl
RL	—	RrLl	—	RrLl	rL	—	RrLl	—	rrLl
Rl	RrLl	—	RrLl	—	rl	RrLl	—	rrLl	—

Das Verhältnis Rotnerven: Weißnerven wird nun wie verlangt 3:1, und die gesunden Samen sind ebenso häufig wie die tauben. In der Tabelle II (S. 138) ist verzeichnet, daß bei der rotnervigen *O. Lamarckiana* C II 1 nur 23 und 27% gesunde Samen gefunden worden sind. Zur größeren Sicherheit habe ich noch ein paar Früchte untersucht; C I 3 ist das Exemplar, dessen Nachkommen 1915 aufgezogen wurden.

<i>Lamarckiana</i> H.-N. rotnervig	Frucht	Tauben Samen			Gesunde Samen	Gesunde Samen in %
		sehr klein	größer	zu- sammen		
C I 1 . . .	groß, halb	12	87	99	50	33
C I 2 . . .	groß, nicht ganz halb	12	85	97	35	27
C I 3 . . .	groß, fast halb	6	108	114	37	25
C I 4 . . .	mittelgroß, nicht ganz halb	12	61	73	24	25
B I 1 . . .	ziemlich groß, etwa $\frac{1}{3}$	16	73	89	39	30

Die Prozentzahlen der gesunden Samen halten sich durchweg weit unter 50%, und damit scheint die Hypothese der Prohibition widerlegt. Nehmen wir nun an, daß doppelt so viel R- als r-Pollenschläuche zur Befruchtung kommen, so erhalten wir das folgende Schema.

Schema III.

	RL	RL	Rl	Rl	rL	rl
RL	—	—	—	—	—	RrLl
Rl	—	—	—	—	RrLl	—
rL	—	—	RrLl	RrLl	—	rrLl
rl	RrLl	RrLl	—	—	rrLl	—

Danach entstehen wieder dreimal so viele Rotnerven als Weißnerven und 8 gesunde auf 16 taube Samen, also 33% gesunde Samen. Das entspricht ungefähr dem tatsächlichen Befund. Zu prüfen wäre diese Zurechtlegung durch die Kreuzung weißnervig ♀ × rotnervig ♂, wie sie Heribert-Nilsson schon ausgeführt hat. Er fand (1915, S. 24, Tabelle II, Nr. 150) 76 Rotnerven auf 35 Weißnerven, also das Verhältnis 2,2:1 anstatt des zu erwartenden Wertes 2:1. Die Spaltung der Nachkommenschaft des betr. Rotnerven bei Selbstbefruchtung in 1,8 Rotnerven:1 Weißnerv stimmt damit freilich gar nicht überein. Aber wie schon hervorgehoben ist auf die Zahlen von Heribert-Nilsson leider kein Verlaß, einerlei ob sie mit einem einfachen Mendelschen Schema stimmen oder nicht.

Wenn es sich bestätigen sollte, daß mehr R- als r-Spermazellen in Aktion treten, müßte erst noch entschieden werden, ob die R-Pollenkörner infolge eines „Reduplikations“-Vorgangs in größerer Zahl gebildet werden als die r-Pollenzellen, oder ob die Pollenschläuche mit dem R-Faktor rascher wachsen als die ohne diesen Faktor. Im zweiten Fall wäre jedenfalls eine hohe Variabilität in den Zahlenverhältnissen der Zygoten zu erwarten.

Es läßt sich nicht leugnen, daß die Vererbungsforschung, trotz der klaren Einsicht einzelner Forscher, in der Praxis in mancher Beziehung noch zu grob statistisch arbeitet und viel mehr biologisch arbeiten muß. Bevor wir aus der Zusammensetzung einer Nachkommenschaft auf die genotypische Konstitution der Eltern und Großeltern zu schließen wagen, müssen wir streng genommen die ganze Entwicklungsgeschichte der Keimzellen und der Zygoten kennen. Über das Schicksal der Megasporen und der Zygoten erhalten wir leicht und sicher Aufschluß; die Samenanlagen sind ja unverlierbar im Gynäzeum geborgen. Aber was bei dem Wettlauf der männlichen Prothallien von der Narbe bis zum Embryosack geschieht, darüber wissen wir vorerst nichts, abgesehen von den Studien von Jost, die ein kleines aber sehr wichtiges Gebiet geklärt haben, und es wird auch im einzelnen Fall schwer sein, davon Kenntnis zu bekommen. An der Vernachlässigung dieses Stücks der Lebensgeschichte selbst viel studierter Samenpflanzen ist wohl zu einem guten Teil eine Nachlässigkeit der in der Vererbungslehre gebräuchlichen Terminologie schuld. Wer gewohnt ist die Pollenkörner einer Blütenpflanze Gameten zu nennen¹⁾, vergißt zu leicht, daß der Weg von der Mikrospore zur kopulierenden Spermazelle weit, mitunter mit dem Zentimetermaß zu messen ist. Eine nomenklatorische Ungenauigkeit ist vielleicht zu einem Schaden für die experimentelle Methodik geworden.

V. Die wesentlichen Unterscheidungsmerkmale der verwendeten Arten und der durch Kreuzung hergestellten Formen.

Die von anderen Autoren gegebenen ausführlichen Beschreibungen der bisher beobachteten Formen werden als bekannt vorausgesetzt. Es

¹⁾ In einem Aufsatz „Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels“ (Biolog. Centralbl. 1916, Bd 36, S. 337) bin ich auf diesen Gebrauch des Terminus Gamet nicht eingegangen, weil es zu klar ist, daß der Usus für vergleichend morphologische Betrachtung als Mißbrauch erscheint.

sollen nur solche Charaktere hervorgehoben werden, die mir für die Unterscheidung und Gruppenbildung in meinen Kulturen besonders wertvoll erschienen, vor allem deshalb, weil es sich dabei oft um reine Alternativen handelt, nicht um quantitative, nur durch Messungen festzustellende Unterschiede. Solche Merkmale sind:

1. Vorhandensein oder Fehlen roten Anthokyans in den kleinen Gewebehöckern, die als Träger der stärkeren Haare¹⁾ am Stengel und an den Fruchtknoten über die Oberfläche der betreffenden Organe vorspringen und bei makroskopischer Betrachtung nur im Falle der Rotfärbung als kleine, scharf umgrenzte Tupfen hervortreten, falls der Grund, auf dem sie stehen, grün ist. Ob die Fruchtknoten und ebenso die Sproßachsen, besonders in den oberen Teilen, rot getupft sind oder nicht, gehört zu den wichtigsten Kennzeichen einer Form. Ohne Bedeutung ist die Rotfärbung der Haarpolster, wenn sie nur an gleichmäßig rot überlaufenen Stengelteilen auftritt.

2. Vorhandensein oder Fehlen roten Anthokyans in der Epidermis der stärkeren Blattnerven. Vorhandensein bedingt „Rotnervigkeit“. Fehlen „Weißnervigkeit“ (Heribert-Nilsson). Erwachsene Rosetten und junge Stengel zeigen die Rotfärbung der Nerven, wenn sie vorhanden ist, am deutlichsten; gegen Ende der Blütezeit oder sogar schon früher bläßt die Nervenfarbe meistens stark aus (vergl. dieselbe Beobachtung bei Heribert-Nilsson an *O. Lamarckiana*, 1915 S. 13). Außerdem können Stengel und Zweige, die im Schatten aufwachsen, sehr schwache Pigmentierung der Blätter besitzen, und umgekehrt können Pflanzen, die in Dichtsaat in Töpfen heranwachsen, auch dann rote Nerven an den Rosettenblättern zeigen, wenn die betreffende Form bei Kultur im Gartenfreiland nie die schwächste Nervenfärbung erkennen läßt (bei *O. suaveolens* beobachtet). Zu der Ermittlung der Nervenfarbe müssen die Pflanzen also bei guter Wurzelnahrung und im hellen Licht erzogen und weder zu früh noch zu spät gemustert werden.

3. Vorhandensein oder Fehlen eines rotbraunen oder braunroten Farbstoffs in den Kelchblättern, und zwar auf der Außenseite. Von rein grünen Kelchen bis zu solchen vom *rubrinervis*-Typus, bei dem

¹⁾ De Vries erwähnt diese Gebilde bei *O. rubrinervis* in Mutationstheorie I, S. 235: „namentlich sind die kleinen Hügel, auf denen die größeren Haare stehen, in der Mehrzahl rötlich“. Davis nennt die Höcker seit 1913 Papillen; bis 1912 nennt er sie papillate glands und schreibt ihnen befremdender Weise die Funktion von Schleimausscheidung zu (1912, S. 386). Auch Klebahn beachtet die „roten Höcker“ und stellt sie auf Taf. IV, IX, X dar, bei *O. rubricaulis* Kleb.

nur die Mittelnerven, die äußersten Ränder und die dünnen Spitzen der Kelchblätter grün, alle übrigen Teile tief rot sind, finden sich alle Übergänge¹⁾. Bei schwacher Pigmentierung trägt jedes Kelchblatt zu beiden Seiten des Mittelnervs je einen schmalen und kurzen rötlichen Streifen, und diese Streifen können an Breite und Länge so zunehmen, daß das Grün nur an den genannten Stellen der Kelchblätter sichtbar bleibt. Die Rotfärbung der Kelche wird mit zunehmender Entwicklung der Infloreszenzen stärker; sind die Kelche der oberen Blüten nur leicht rot gestreift, so können die der unteren Blüten ganz grün bzw. gelbgrün sein.

4. Vorhandensein oder Fehlen eines rotbraunen oder braunroten Farbstoffs in der Epidermis der jungen Früchte, abgesehen von gefärbten, als rote Tupfen erscheinenden Haarpolstern. Die Färbung wird bald nach der Befruchtung deutlich, nimmt eine Zeitlang zu bis zur Bildung von vier breiten dunklen Streifen und verschwindet dann früher oder später wieder²⁾. Die Rotfärbung der Früchte kommt nur bei Rotfärbung des Kelchs vor; sie kann sehr kräftig sein bei ganz leichter Streifung des Kelchs (*O. [rubrinervis × biennis] subfallax*) und sie kann nur eben angedeutet sein bei ziemlich kräftiger Färbung des Kelchs (*O. [biennis × Lamarckiana] velutina*).

De Vries hat die Unterschiede in der Anthokyanbildung sehr gering bewertet und vielfach ganz unberücksichtigt gelassen. So war es ihm möglich bei gewissen Bastardgenerationen Formen zusammenzufassen, die weit verschieden sind, z. B. die in der Kreuzung *O. (biennis × Lamarckiana) velutina × (biennis × Lamarckiana) laeta* auftretenden *laeta* und *Lamarckiana* beide als *laeta* zu bezeichnen, trotzdem die *laeta* grüne Kelche, grüne Früchte und ungetupfte Stengel, die *Lamarckiana* rotgestreifte Kelche, rotgestreifte Früchte und rotgetupfte Stengel besitzt.

5. Das Verhältnis zwischen der Länge des Griffels und der Länge der Staubblätter. Der Griffel ist „kurz“, wenn die Narben ganz oder größtenteils von den Antheren gedeckt werden; er ist „mittellang“, wenn die Antheren die Narben im unteren Teil noch erreichen; er ist „lang“, wenn die Narben die Antheren nicht mehr erreichen, so daß keine Selbstbestäubung in der Knospe möglich ist; er ist „sehr lang“, wenn die Narbenbasen deutlich über die Antheren hinausgeschoben sind. Die

¹⁾ Vergl. de Vries 1913, Taf. XVIII, XXI.

²⁾ Vergl. de Vries 1913, Taf. II, XVIII, XXI.

relative Griffellänge pflegt an den unteren Blüten einer Infloreszenz geringer zu sein als an den oberen¹⁾, und die Unterschiede zwischen lang- und kurzgriffeligen Individuen sind an den oberen Blüten meist auffallender als an den unteren.

6. Überhängende Gipfel der wachsenden Hauptstengel und Seitenäste charakterisieren die *O. muricata* und ihre Pollenbastarde gegenüber den übrigen Formen mit geraden, nicht nutierenden Sprossen. Mit dem Abschluß des Längenwachstums strecken sich die vorher nutierenden Infloreszenzspitzen gerade.

7. Beträchtliche Unterschiede finden sich in der Gestalt der jungen, etwa drei Wochen alten Keimpflanzen²⁾. Typus von *O. biennis*: dichte Rosetten aus kleinen, ziemlich breiten, flach nieder- und aneinandergedrückten Blättern. Typus von *O. Lamarckiana*: ziemlich flache Rosetten aus bedeutend größeren, länger gestielten, breiten Blättern. Typus von *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *velutina*: sehr lockere aufgerichtete Rosetten aus wenigen, ziemlich großen, lang gestielten, elliptischen, glatten Blättern. Typus von *O. rubrinervis*: Keimpflanzen mit gestreckten Internodien und lang gestielten eiförmigen Blättern, nicht rosettenartig. — Andere weniger scharf gekennzeichnete Typen lassen sich nicht mit wenigen Worten charakterisieren. — Sehr wichtig ist das Auftreten von langsam wachsenden gelben und von bald absterbenden gelblichen oder weißen Keimpflanzen neben den grünen.

8. Zu den Eigentümlichkeiten, die eine Form kennzeichnen, gehört auch das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen. Wie dieses zu ermitteln ist und wie vorsichtig die gefundenen Zahlen zu beurteilen sind, ist oben auseinandergesetzt worden.

VI. Die Kennzeichen der verwendeten Arten.

O. biennis (Fig. 3). Die Rasse, die ich 1914 im botanischen Garten in Nymphenburg in Kultur fand, ist von der um München wild vorkommenden Form nicht zu unterscheiden. Blattrosette stark. Blätter

¹⁾ Vergl. dazu Gates, 1911, S. 595.

²⁾ Die hervorgehobenen Unterschiede waren am schärfsten ausgeprägt bei den ausgedehnten Kulturen im Frühjahr 1916, bei denen die Töpfe mit den Sämlingen in einem ziemlich kühlen Raum gehalten wurden. Die Erde war nicht sehr kräftig gedüngt. Im Jahr 1917, bei Kultur in fetter schwarzer Gartenerde und in einem sonnigen Gewächshaus, waren die Unterschiede z. B. zwischen *biennis*- und *Lamarckiana*-Keimpflanzen viel schwächer.

glatt, dunkelgrün, rotnervig, die der Rosette meist rot gefleckt. Stengel und Fruchtknoten ohne rote Tupfen, mit rauhen Haaren. Brakteen flach, ziemlich klein. Kelch und Frucht grün. Äußerste Spitzen der Kelchzipfel und der Brakteen kräftig rot. Kronblätter der unteren Blüten 28 mm lang, tiefgelb. Griffel meistens kurz, seltener mittellang. Antheren ziemlich arm an Pollen. Früchte rau behaart (Fig. 8). Samen zu 55—77⁰/₁₀ ge-

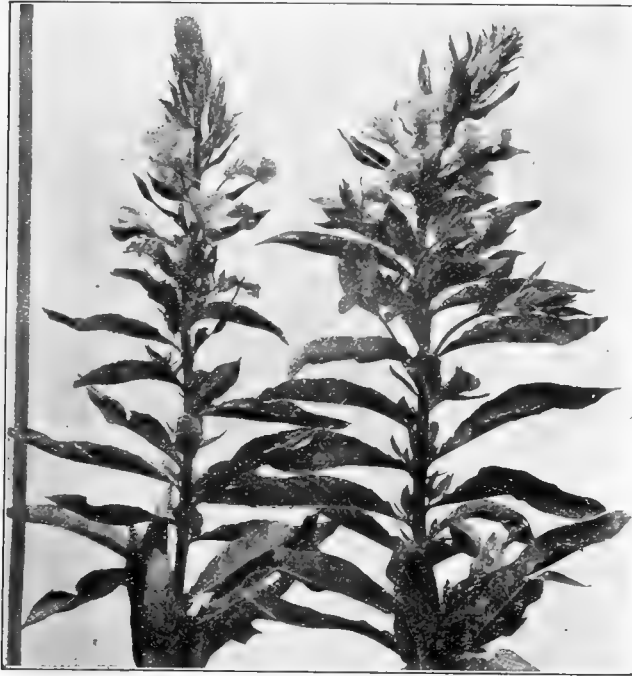


Fig. 3. Rechts *O. biennis*, zweijährig erzogen, links *O. (suaveolens) 'biennis) redempta*, zweijährig. Am 1. 7. 1916 aufgenommen. Beide Formen sind einander vollkommen gleich.¹⁾

sund, unter den tauben sehr kleine mit typisch gestörtem Embryo und Endosperm. Solche kranken Samen wurden auch bei der um München wild wachsenden Form gefunden, die aber weniger taube Samen bildet. —

¹⁾ Der bei den meisten Bildern mitphotographierte zusammenlegbare Maßstab ist im ganzen 100 cm lang (vergl. z. B. Fig. 4, 9). Wo die Zentimeterteilung (vergl. Fig. 8) in den Reproduktionen nicht wahrnehmbar ist, sind wenigstens die 10 cm voneinander entfernten Knöpfe zu erkennen.

Solange noch Blütenknospen in größerer Zahl vorhanden sind, ist das Bild des flach abgestutzten Infloreszenzgipfels mit den rot gespitzten Kelchzipfeln und Brakteen sehr charakteristisch. Stengelhöhe der einjährig erzogenen Individuen etwa 110 cm, der zweijährigen größer¹⁾. Unter den zahlreichen Individuen, die ich in zwei Generationen erzog, war nicht ein abweichendes.



Fig. 4. *O. muricata* von Venedig, einjährig, 6. 9. 15.

O. muricata-Venedig (F. 4, 5, 10). Blattrosette stark, zur Zweijährigkeit neigend. Blätter lang und schmal, bläulichgrün, fein behaart, rotnervig. Stengelspitzen einige Zeit vor Beginn der Blüte bis zum Abschluß der Blüte überhängend. Beginn der Blüte spät, Ende Juli. Stengel unten rot überlaufen. Stengel und Fruchtknoten fein rot ge-

¹⁾ Die Stengelhöhen sind alle im Sommer 1916 gemessen an Pflanzen, die auf ziemlich gleichmäßig behandeltem, nicht gerade sehr reichem Boden erwachsen waren. In guter Gartenerde können die Pflanzen sicher höher werden, aber die Maße sind untereinander alle vergleichbar.

tupft. Brakteen groß, schmal, flach. Kelch in seiner ganzen Ausdehnung leicht rötlich gefärbt, auch die Kelchröhre; Spitzen der Kelchzipfel kurz und dick. Kronblätter 15 mm lang und breit, blaßgelb. Griffel sehr kurz, mit kurzen, dicken Narben. Antheren kurz, arm an Pollen. Früchte eine Zeitlang rotstreifig, am Grund sehr dick, kegelförmig verjüngt (Fig. 10). Samen zu 63—87% keimhaltig. — Abweichende Individuen wurden weder in den Keimschalen noch blühend im Garten beobachtet.



Fig. 5. Rechts *O. muricata* von Venedig, links *O. (biennis) × muricata*-Venedig) F₁, beide einjährig. 31. 7. 16. In der Photographie unterscheidet sich der patrokline Bastard von dem Vater nur durch die größeren Blüten.

O. suaveolens Desf. (Fig. 6, 7, 8). Ohne ausgeprägte Blattrosette, typisch einjährig. Stengel unten rot überlaufen, von unten an reich verzweigt, bis 140 cm hoch, Wuchs buschig. Blätter rein grün, breit, fein gezähnt, weißnervig, weich und fein behaart, sehr leicht welkend. Brakteen groß, breit, flach. Stengel und Fruchtknoten nicht rot getupft. Kelch grün, mit schlanken Zipfelspitzen. Kronblätter 35—38 mm lang, schwefelgelb. Griffel kurz. Antheren reich an Pollen. Früchte grün, lang und schlank, fein behaart (Fig. 7). Samen zu 15—46% keim-

haltig. — In der ersten Generation, die aus frei bestäubten Früchten (vom natürlichen Standort) erzogen war, fand sich unter 15 Individuen ein abweichendes, mit roten Blattnerven und kurzen Früchten, wahrscheinlich ein Bastard aus einer rotnervigen Form. In der zweiten Generation



Fig. 6. *O. (biennis + suaveolens) suavis* F₁, mit *O. suaveolens* identisch, beim Beginn der Blüte, einjährig, Anfang Juli 1915.



Fig. 7. *O. suaveolens*, einjährig, bald nach dem Beginn der Blüte, 20. 7. 16. Die Figuren 11, 6, 7, 12, 13, 8 links können als aufeinanderfolgende Stadien von *O. suaveolens* ebensogut wie von *O. (biennis + suaveolens) suavis* gelten.

traten unter 109 Keimpflanzen als Nachkeimer zwei Individuen mit gelben Kotyledonen auf, die im Topf erzogen sich zu schwachen Pflanzen mit sehr dünnen, gelblichgrünen, weißnervigen Blättern entwickelten; sie entsprechen wohl der Mutante *lutescens*, die de Vries (1916a, S. 7)

erwähnt. In einer zweiten Saat derselben Generation war unter 27 Exemplaren kein Abweicher.

O. Lamarckiana von de Vries. Blattrosette stark. Blätter graulich-grün, sehr bucklig, weißnervig. Stengel und Fruchtknoten kräftig rot

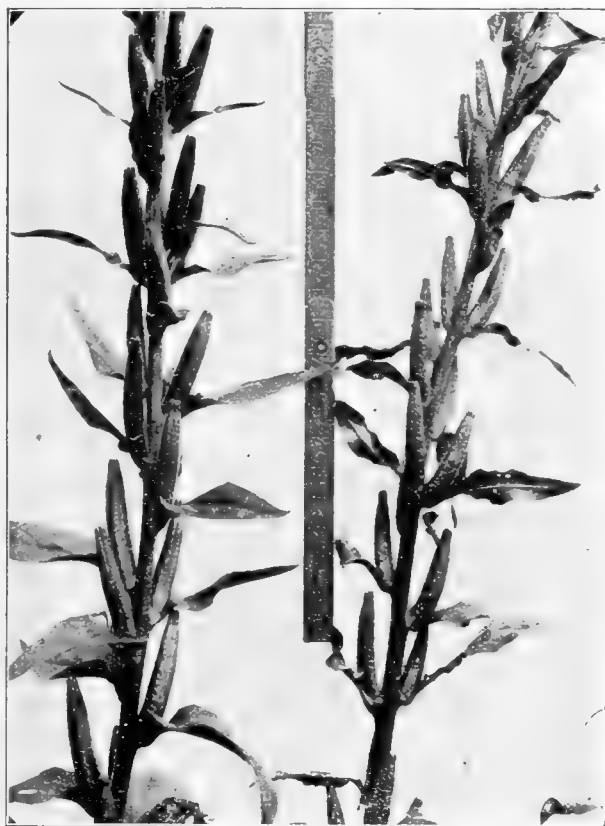


Fig. 8. Fruchtstände einjähriger Pflanzen, links von *O. (biennis* × *suaveolens*) *suavis* (= *suaveolens*; Früchte lang, fein behaart), rechts von *O. (suaveolens* × *biennis*) *redempta* (= *biennis*; Früchte kurz, grob behaart). 16. 9. 15.

getupft. Brakteen groß, rinnig, abwärts gebogen, leicht gewellt. Kelch breit rotstreifig. Kronblätter 48 mm lang, blaßgelb. Griffel sehr lang. Antheren reich an Pollen. Früchte breit und tief rotstreifig. Samen zu 17—51% keimhaltig. Für den Habitus charakteristisch sind starke, erst niederliegende, dann bogig aufsteigende Äste am Grund des Haupt-

stamms: vergl. de Vries 1913 Tafel I. Stengel einjährig bis 145 cm hoch. — In der ersten Generation war unter 30 Individuen ein breitblättriges spät blühendes. Die zweite Generation, aus 20 Individuen bestehend, war einförmig.

O. Lamarckiana von Heribert-Nilsson. Die weißnervigen Individuen sind von der de Vriesschen Form kaum verschieden; die Kronblätter sind etwas größer, bis 55 mm lang; Samen zu 30—49% keimhaltig. Die rotnervigen Individuen, die immer Weißnerven abspalten¹⁾, haben weniger bucklige Blätter; Samen zu 23—27% keimhaltig; über andere Unterschiede berichtet Heribert-Nilsson²⁾. Mutanten sind in meinen allerdings ziemlich wenige Individuen umfassenden Kulturen nicht aufgetreten.

O. gigas von de Vries. Die Blätter sind weißnervig, Stengel und Fruchtknoten sind rot getupft, die dicken Narben liegen über den Antheren. Antheren sehr pollenreich. — Abweicher sind zahlreich; unter 30 Individuen der ersten Generation waren mehrere, die mit dem eigenen Pollen keine Früchte ansetzten, und drei Individuen mit sehr schmalen spitzen Blättern, deren Stengel sehr spät schossen und sich kaum verzweigten.

O. gigantea von Heribert-Nilsson. Heterozygotisch rotnervig, Weißnerven abspaltend. Stengel und Fruchtknoten rot getupft. Auffallende Abweicher fehlten.

O. nanella von de Vries. Blätter weißnervig. Stengel und Fruchtknoten rot getupft.

O. rubrinervis von de Vries. Blattrosetten schwach, typisch einjährig. Blätter schmal, leicht bucklig, fein gezähnt, weißnervig. Stengel 1 m hoch, wie die Fruchtknoten rot getupft. Achse zwischen den Blüten geschlängelt. Der Fruchtknoten fast wagrecht abstehend, die Kelchröhre wieder fast senkrecht aufgerichtet. Knospen sehr dick. Der Kelch fast ganz rot. Die Kronblätter in der Knospe zerknittert, fast wie bei *Papaver rhoeas*, sehr groß, dunkelgelb. Griffel lang; Narben dick, ziemlich kurz. Antheren außerordentlich pollenreich. Früchte groß und dick, breit rotgestreift. Samen zu 59—73% keimhaltig. — Alle Teile sehr spröde und brüchig.

¹⁾ Vergl. oben S. 152.

²⁾ 1912 S. 103, 1915 S. 37.

VII. Die Einzelergebnisse der Kreuzungsversuche.

1. Das Verhalten der Bastarde in der ersten Generation.

Das erste, was von einer Kreuzung sofort nach dem Ausreifen der Früchte festgestellt werden kann, ist die Beschaffenheit der Samen, aus denen die erste Bastardgeneration hervorgehen soll. Es werden



Fig. 9. *O. (biennis x muricata) F1*, einjährig, 3. 9. 15.

also im folgenden die Beschreibungen der Kreuzungen beginnen mit der Angabe des beobachteten, schon in der Tabelle III mitgeteilten Verhältnisses zwischen gesunden und tauben Samen. Daran schließt sich die Beschreibung der Sämlinge, falls in den Keimschalen bemerkenswerte Eigentümlichkeiten zutage treten, weiter folgt die Schilderung der erwachsenen Bastardpflanzen. Den Beschluß macht die Auszählung der

nach Selbstbestäubung der F_1 -Generation gewonnenen Samen, welche die F_2 liefern sollen.

O. biennis \times *muricata* (Fig. 5, 9, 10). Samen zu 71—84% keimhaltig. Außer gesunden Keimpflanzen treten gelblichweiße Keimlinge



Fig. 10. Fruchtstände, rechts von *O. muricata*, links von *O. (biennis* \times *muricata)* F_1 . Einjährig 26. 10. 15. In diesem Zustand ist der Bastard von der Vaterart stark verschieden. Bei *O. muricata* stellt die Infloreszenzspitze ihr Wachstum bald ein, wohl infolge der Ausbildung der großen dicken Früchte, beim Bastard werden über den dünnen Früchten noch lange Blüten entfaltet.

auf, die mit winzigen Kotyledonen zugrunde gehen, ohne Primärblätter zu bilden; über diese Zweifelmigkeit der F_1 vergleiche unten S. 234. Die erwachsenen Pflanzen sind in allen Stadien stark patroklin, der *O. muricata* sehr ähnlich in Wuchs, Form der Blätter, Knospen, Blüten, Narben, in der Behaarung. Die Stengelspitzen nicken zur Blütezeit

ebenso stark wie die der *muricata*, fangen aber später an zu nutieren, sind zu Beginn der Blüte noch gerade; Stengel bis 110 cm hoch. Die Blüte beginnt etwa gleichzeitig mit der der *biennis*, früher als die der *muricata*. Stengel unten rot überlaufen, oben wie die Blätter hellgrün, nicht bläulichgrün. Blattnerven weiß, nur an den unteren Stengelblättern später rötlich. Rote Punktierung am Stengel und an den Fruchtknoten fehlt, höchstens tritt gegen Ende der Blütezeit am Sproß-



Fig. 11. Mehrere Wochen alte Keimpflanzen der F_1 der Kreuzung *O. biennis* \times *suaveolens*. Oben die kräftige *suavis-suaveolens*, unten der schwache Zwilling Bruder *flava* mit gelben Kotyledonen und grünen gezähnelten Primärblättern.

gipfel undeutliche Färbung der Haarbasen auf. Die Blüten beträchtlich größer als bei *muricata*, der Kelch fast ganz grün, höchstens am Grund der Röhre leicht rötlich angelaufen, die Kronblätter hochgelb, 18 mm lang, 23 mm breit. Antheren sehr arm an Pollen. Früchte locker stehend, grün, wegen spärlicher Samenbildung dünn, bucklig, von den dicht gedrängten, dicken Früchten der *O. muricata* weit verschieden (Fig. 10): Samen zu 37—51% keimhaltig. — Ausführliche Beschreibung bei Davis, 1914.

Zahlen für *biennis* I 1 \times *muricata* II, 1914 hergestellt: 1915 keimten 108 Samen, ungekeimt blieben 59, davon waren 20 taub, 39 enthielten einen Embryo. Von 88 ausgepflanzten Keimlingen blieben 20 aus, 54 gaben gesunde grüne Pflanzen, 4 gingen gleich nach der Entfaltung der gelblichweißen Kotyledonen zugrunde. Von den nicht über der Erde erschienenen Keimlingen dürfte die Mehrzahl in dieselbe Gruppe gehören wie die 4 letzten weißen.



Fig. 12. *O. (biennis \times suaveolens) suavis* F_1 , einjährig, auf der Höhe der Blüte, 6. 8. 16.

1915 wurden nur 12 Individuen ausgepflanzt, die alle vollkommen gleichförmig waren. Von den in den Keimshalen überwinterten Keimpflanzen wurden 1916 wieder 23 Stück, ebenfalls ganz gleichförmig, in den Garten gebracht. Auch unter den kleinen Rosetten in den Keimshalen waren keine Unterschiede zu bemerken. Soweit sich nach der Erinnerung und nach Herbarmaterial urteilen läßt, stimmten die drei aus de Vriesschen Samen erzeugten F_4 - und F_5 -Individuen (vergl. oben S. 123) mit der von mir hergestellten Kreuzung ganz überein.

O. muricata \times biennis. Ist bei meinen Materialien nur durch taube Samen dargestellt, wie schon im Sommer 1912 (vergl. Renner 1914, S. 124) und wieder 1914 ermittelt wurde. Der von de Vries erhaltene Bastard, allerdings F_4 und F_5 , aber mit F_1 wohl identisch, ist von *muricata* wie von *biennis* weit verschieden, viel schwächer patroklin als die reziproke Kreuzung. Stengel aufrecht, wie die Fruchtknoten rot punktiert. Blätter ziemlich schmal, rotnervig, rein und dunkel grün, Rosette sehr stark. Blüten kleiner als bei *O. biennis*, Krone blaßgelb. Früchte wegen mangelhafter Ausbildung der Samen

klein, dünn, bucklig. Samen zu 30—31% keimhaltig. — Ausführliche Beschreibung bei Davis, 1914. Zahlen siehe oben S. 123.

O. biennis \times suaveolens (Fig. 6. 8, 11—15). Samen zu 74—83% keimhaltig. Die Kreuzung ist gleich bei der Samenkeimung als zweiförmig

zu erkennen (Fig. 11). Die Keimlinge haben teils grüne Kotyledonen und wachsen dann rasch zu Pflänzchen vom *suaveolens*-Typus heran, teils sind sie gelb, bleiben hinter den grünen weit zurück und bilden erst spät grüne, gezähnelte Primärblätter, wenn sie nicht schon vorher absterben. Der grüne Zwilling, der als *suavis* bezeichnet werden soll



Fig. 13. *O. (biennis* \times *suaveolens)* *suavis* F₁, einjährig, gegen Ende der Blüte, September 1915.

(Fig. 6, 8, 12, 13), ist in der Mehrzahl der Individuen in keinem Zustand von *O. suaveolens* zu unterscheiden, wie an gleich alten Kulturen durch Monate hindurch geprüft wurde, also ausgesprochen einjährig, fast ohne Rosette, von buschigem Wuchs, am Stengel unten rot überlaufen, bis 145 cm hoch, breitblättrig, weißnervig, fein behaart, die Kronblätter

sind schwefelgelb, 35—38 mm lang, die Früchte lang und schlank (Fig. 8), die Samen zu 33—36% keimhaltig, dickschalig. Der schwache gelbe Zwilling, *flava* genannt (Fig. 14, 15), wächst sehr langsam, ist klein, niedrig, bis 65 cm hoch, ganz ohne Rosette, dauernd gelblich grün, am Stengel mit abstehenden steifen Haaren bestreut, sonst sehr schwach



Fig. 14. *O. (biennis x suaveolens) flava* F₁, einjährig, verhältnismäßig kräftiges Individuum, 16. 8. 16.



Fig. 15. *O. (biennis x suaveolens) flava* F₁, einjährig, 13. 8. 16.

und fein behaart, hat dünne, breite, glatte, fast ganzrandige, schwach aber doch deutlich rotnervige Blätter, sehr schlanke Blütenknospen mit sehr fein ausgezogenen Kelchzipfeln, kaum größere Blüten als *O. biennis*, blaßgelbe, 28 mm lange Kronblätter; der Griffel ist kurz wie bei beiden Eltern, die Antheren sind reich an Pollen, die Früchte dünn und lang,

glänzend grün, sehr schwach und fein behaart, die Samen zu 61% keimhaltig, dünnchalig. Von der Nervenfarbe abgesehen ist der Zwilling *flava* von der Mutante *lutescens* aus *O. suaveolens* (vergl. oben S. 162) kaum zu unterscheiden; über den Wuchs, den die *lutescens* im Freiland annimmt, bin ich allerdings nicht unterrichtet, weil ich die beiden Exemplare der Mutante im Topf erzogen habe.



Fig. 16. *O. (suaveolens × biennis) F₁*, junge Keimpflanzen. Die Schale enthält die spät gekeimten Individuen, unter denen der Zwilling *flava* überwiegt. Es sind 3 kräftige grüne *redempta* (= *biennis*) und 37 schwache gelbe *flava*. Vergl. Fig. 1.

Zahlen für *biennis* 11 × *suaveolens* 15: 1915 wurden 197 Samen zum Keimen ausgelegt, von denen 171 keimten, 26 taub waren; 166 wurden in Schalen gepflanzt, davon blieben 13 aus, 120 Keimlinge waren grün, 33 gelb. Von den grünen wurden 108 Individuen zur Blüte erzogen, von denen 106 *suavis* und 2 Mutanten waren. Die Mutante a unverzweigt, schmalblättrig, kleinblütig, langfrüchtig; die Mutante b fast unverzweigt, mit ziemlich breiten, dicklichen Blättern, Blüten fast von der Größe der *suavis*, locker stehenden, kleinen, dünnen Früchten. Von den gelben Keimlingen wurden 12 Individuen zur Blüte erzogen; davon waren 11 *flava*, das zuletzt gekeimte Individuum wich ab durch schwach verzweigten, umfallenden Stengel, schmalere Blätter und ge-

streckte Infloreszenz; eine *flava* überwinterte als Rosette und wurde 1916 zu Bestäubungen verwendet, weil sie früher zur Blüte kam als die einjährigen Individuen: *flava* Nr. 13. 1916 wurden wieder 100 Samen ausgelegt, 78 gekeimt, 22 nicht gekeimt, taub. Von den gekeimten blieben 2 aus, 59 waren grün, 17 gelb. Von den grünen wurden 51 zur Blüte erzogen; alle waren *suavis*, bis auf ein Individuum, das zwischen *suaveolens* und *biennis* die Mitte hielt, mit breiten, derben, blaß rotnervigen Blättern, rauher Behaarung, kleinen, wie die Kelchzipfel rot gespitzten Brakteen, kurzen Früchten. Von den gelben Keimlingen kamen 12 als *flava* zur Blüte.

Im ganzen kommen also auf 179 grüne Keimlinge, die zur Hauptsache *suavis* sind, 50 gelbe (22%), die fast alle, soweit sie genügend weit erwachsen, *flava* geben. Dazu sind die 48 tauben und die 15 ausgebliebenen Samen zu berücksichtigen, über deren genotypische Beschaffenheit wir nichts wissen.

O. suaveolens \times *biennis*. Samen zu 73—88% gesund. Bei der Keimung als zweiförmig zu erkennen (Fig. 1, 16) wie die reziproke Kreuzung. Die grünen Keimlinge geben den Zwilling *redempta*¹⁾, der in keinem Zustand von der *O. biennis* zu unterscheiden ist (Fig. 3, 8), mächtige Blattrosetten bildet, einjährig 110 cm, zweijährig 150 cm hoch wird, und rotnervige Blätter, rauh behaarte Früchte (Fig. 8) und zu 70% keimhaltige Samen hat. Der andere Zwilling ist mit der *flava* aus der reziproken Kreuzung identisch, höchstens etwas kräftiger, niedrig, bis 65 cm hoch, gelblich, schwach rotnervig.

Zahlen für *O. suaveolens* I 4 \times *biennis* I 1, hergestellt 1914, gekeimt 1915: 134 Samen gekeimt, 30 taub. Ausgepflanzt 130, davon 26 grün, 100 gelb, 4 ausgeblieben. Die grünen Sämlinge keimten zur Hauptsache vor den gelben, vergl. S. 129. Von der *redempta* kamen im Sommer 1915 17 Individuen zur Blüte, 8 blieben Rosetten, die im folgenden Jahr blühten. Von der *flava* wurden 54 zur Blüte erzogen. — 1916 wurden wieder 6 *redempta* und 7 *flava* aufgezogen; die Keimlinge sind nicht ausgezählt worden.

Bemerkenswert ist, daß bei der Kreuzung *O. suaveolens* \times *biennis* die gelben *flava*-Keimlinge gegenüber der grünen *redempta* bedeutend in der Überzahl sind, während bei der reziproken Kreuzung das Zahlenverhältnis zwischen gelb und grün umgekehrt ist.

O. Lamarckiana \times *muricata* (Fig. 17, 18). Samen zu 91—98% keimfähig, nur im oberen Teil der kleinen Früchte (vergl. oben S. 146). Die Keimpflanzen sind teils gesund und grün, teils gehen sie mit winzigen rein weißen Kotyledonen rasch zugrunde. Auch die grünen Pflanzen sind schwach, ausgeprägt patroklin. Stengel niedrig, bis 80 cm hoch, verzweigt, schon lange vor der Blüte nickend, tief rosenrot überlaufen, fein behaart, oben wie die Fruchtknoten spärlich und fein rot getupft. Blätter sehr lang und schmal, bläulichgrün, zart rotnervig, fein behaart.

¹⁾ Über die Wahl des Namens vergl. unten S. 236.

Blüten von der Form der *muricata*, doch beträchtlich größer. Kelch tiefrosenrot mit 8 schmalen grünen Streifen und dünnen grünen Zipfelspitzen. Kronblätter satt gelb, 20 mm lang. Narben an den späteren Blüten über den Antheren. Antheren ziemlich reich an Pollen. Fruchtähren locker, Früchte klein und dünn, zuerst rot überlaufen, später



Fig. 17. *O. (Lamarckiana × muricata) gracilis*, einjährig,
im Beginn der Blüte, 13. 8. 16.

auffallend weißlich gestreift. Samen bei Selbstbestäubung alle taub, wie bei *de Vries*.

Zahlen für *O. Lamarckiana* H.-N. weißnervig A I 3 × *muricata* II, hergestellt 1914, gekeimt 1915, blühend 1916 nach Überwinterung im Topf: 51 Samen gekeimt, 5 nicht gekeimt, davon 3 taub, 2 mit Embryo. Die Zahl der weißen Keimlinge ist nicht aufgezeichnet worden. — *O. Lamarckiana* A I 31 × *muricata* III, hergestellt 1915, ausgelegt 1916: 25 Samen gekeimt, 52 nicht gekeimt, doch die meisten mit Embryo; die Keimung erfolgte sehr langsam, bei einem andern Material war überhaupt keine

Keimung zu erzielen. Von den gekeimten 4 ausgeblieben, 8 weiß, 13 grün. Wenn die ausgebliebenen zu den weißen gehören, sind weiße und grüne Keimlinge in gleicher Zahl vorhanden. — 12 zur Blüte erzeugte Pflanzen von der ersten und 13 von der zweiten Kreuzung waren gleichförmig.

O. muricata × *Lamarekiana*. Samen zu (48—) 80% keimhaltig. Spaltet wie bei de Vries in die Zwillinge *laeta* und *velutina* (Fig. 19).



Fig. 18. *O. (Lamarekiana × muricata) gracilis*, einjährig, September 1916.

Beide Zwillinge haben steif aufrechte Stengel, schmale rotnervige Blätter, am Stengel und an den Fruchtknoten steife Haare auf starken roten Polstern (also kräftige rote Tupfen), 28 mm lange, oben ausgerandete, an der entfaltenen Blüte mit den Rändern sich nicht deckende, sehr blaß gelbe Kronblätter. Unterschiede zwischen den Zwillingen: Die *laeta* wächst sehr hoch, bis 170 cm; die Brakteen sind dauernd aufgerichtet, die Blütenknospen schlank; die Blütenkelche sind erst gegen Ende der Blütezeit am Grund schwach rötlich angelaufen, sonst grün, die Früchte sind kurze Zeit schwach rot gestreift, die Narben liegen über den Antheren, die Antheren sind sehr arm an Pollen; mit dem eigenen Pollen werden keine Samen angesetzt. Die *velutina* bleibt niedriger, bis 110 cm hoch, und schwächer, ihre Blätter sind schmaler, die Brakteen nach dem Verblühen zurückgebogen, die Blütenknospen dick; der

Kelch ist fast ganz rot, nur am Mittelnerv und an den Rändern der Zipfel grün, die Früchte sind kräftig rotstreifig, am Grund dick, kegelförmig verjüngt, die Narben liegen zwischen den pollenreichen Antheren: mit dem eigenen Pollen werden Samen angesetzt, die zu 43% keimhaltig sind. — Die Keimlinge der Zwillinge sind, wenn sie einige Blätter gebildet haben, merklich doch nicht auffallend verschieden: die der *velutina* haben größere, deutlich zweizählige Kotyledonen und gelb-

lichgrüne, zur Gelbstreifigkeit neigende, ziemlich lang gestielte, kaum gezähnelte Primärblätter, die der *laeta* haben kleinere, dunkler grüne, deutlicher gezähnte, rosettenartig gedrängte Primärblätter.

Zahlen für *O. muricata* III 1 \times *Lamarckiana* H.-N. weißnervig A I 31, hergestellt 1915, gesät 1916: von 86 großen Samen keimten 77, die 9 übrigen waren taub;



Fig. 19. *O. (muricata* \times *Lamarckiana)* F₁, einjährig, auf der Höhe der Blüte, 6. 8. 16. Rechts *laeta*, links *velutina*.

von 66 zur Blüte gebrachten Individuen waren 17 *laeta*, 49 *velutina*; von 4 langsam wachsenden, im Topf Rosetten bleibenden Pflanzen waren 2 *laeta* und 2 *velutina*; also zusammen 19 *laeta* und 51 *velutina*.

O. Lamarckiana \times *biennis* (Fig. 20; vergl. auch Fig. 21, 22, 23, 38, 45). Samen zu 46—55% gesund bei der schwedischen, zu 79% bei der de Vriesschen Rasse. Die Kreuzung soll nach de Vries der

biennis zum Verwechseln ähnlich sein¹⁾, auch Heribert-Nilsson²⁾ findet sie stark patrokin, mir erscheint der Bastard ziemlich intermediär zwischen den Eltern, in wichtigen Charakteren eher der *O. Lamareckiana* ähnelnd. Er ist bei mir immer einförmig wie bei den beiden genannten Autoren, nicht mehrförmig wie bei MacDougal³⁾. Ich will die Bastardform zum Unterschied von anderen *fallax* nennen, weil sie de Vries und für längere Zeit auch mich auf Irrwege geführt hat; zugleich soll der Name die nahe Beziehung zu der von de Vries *laxa* genannten Form andeuten (vergl. unten S. 229). Auf *O. Lamareckiana* weisen folgende Merkmale: Die Keimpflanzen und jungen Rosetten sind von denen der Mutter nicht zu unterscheiden; der Stengel hat starke niederliegend-aufsteigende Grundäste, die leicht abbrechen (vergl. Fig. 38, 45), die Blätter sind bucklig⁴⁾, die Brakteen etwas rinnig⁵⁾, Stengel und Fruchtknoten reichlich rot getupft, Kelche und Früchte breit und dunkel rotstreifig, noch stärker gefärbt als die der *O. Lamareckiana*; die Staubblätter sind reich an Pollen. Auf *O. biennis* weisende Merkmale: Stengel niedrig, bis 110 cm hoch, Blätter immer rotnervig, auch wenn die verwendete *O. Lamareckiana* weißnervig war, Stengel und Früchte rauh behaart, Brakteen ziemlich klein, Narben zwischen den Antheren. Intermediäre Merkmale: Früchte kurz und dick, etwas länger als bei *O. Lamareckiana*, kürzer als bei *O. biennis*; Kronblätter 30—35 mm lang, also in der Größe viel näher denen des Vaters als denen der Mutter; Spitzen der Kelchzipfel oft leicht rötlich, doch manchmal fast rein grün. Besondere Eigentümlichkeiten, die sich bei keinem der Eltern finden: Der Mittelstamm der Infloreszenz bleibt kurz, darunter gehen starke spreizende Äste ab (vergl. Fig. 23); die Fruchtfähren sind sehr dicht (vergl. Fig. 21 links); die Kronblätter dunkler gelb als selbst bei *O. biennis*. Samen zu 20—38% keimhaltig.

Zahlen für *O. Lamareckiana* Vries I 1 (weißnervig) \times *biennis* I 1, hergestellt 1914, gesät 1916: Von 113 Samen keimten 88; 25 blieben ungekeimt, alle waren taub. Von 80 blühenden Pflanzen waren 79 gleichförmig *fallax*, eine war eine *lata*-Mutante, rotnervig wie alle anderen. — *O. Lamareckiana* Heribert-Nilsson A I 1 (weißnervig) \times *biennis* I 1: 67 Samen gekeimt, 43 nicht gekeimt, davon 42 taub, 1 mit Embryo; 61 Pflanzen blühend, gleichförmig, *fallax*, dem Bastard aus der de Vriesschen Sippe ganz gleich. — *O. Lamareckiana* Heribert-Nilsson A I 31 (weißnervig, zweijährig)

¹⁾ de Vries, Gruppenw. Artb., S. 158.

²⁾ Heribert-Nilsson, 1912, S. 185.

³⁾ MacDougal (1915, S. 17) hat sicher eine ganz andere „*biennis*“ verwendet.

⁴⁾ Vergl. die Fig. 72, de Vries, a. a. O., S. 158.

⁵⁾ Fig. 70 und 71, de Vries, S. 157.

biennis I 12, hergestellt 1915, gesät 1916: 76 Samen gekeimt, 47 nicht gekeimt, alle ohne Embryo; 72 Pflanzen blühend, gleichförmig, *fallax*.

O. biennis \times *Lamarckiana*-weißnervig. Samen bei Verwendung der schwedischen Rasse zu 63% gesund. Während de Vries aus der Kreuzung immer die Zwillinge *laeta* und *velutina* erhielt wie aus der Kreuzung *O. muricata* \times *Lamarckiana* und auch ich aus *O. biennis* \times



Fig. 20. *O. (Lamarckiana* Her.-Nilsson weißnervig \times *biennis) fallax* F₁, einjährig, 27. 7. 16.

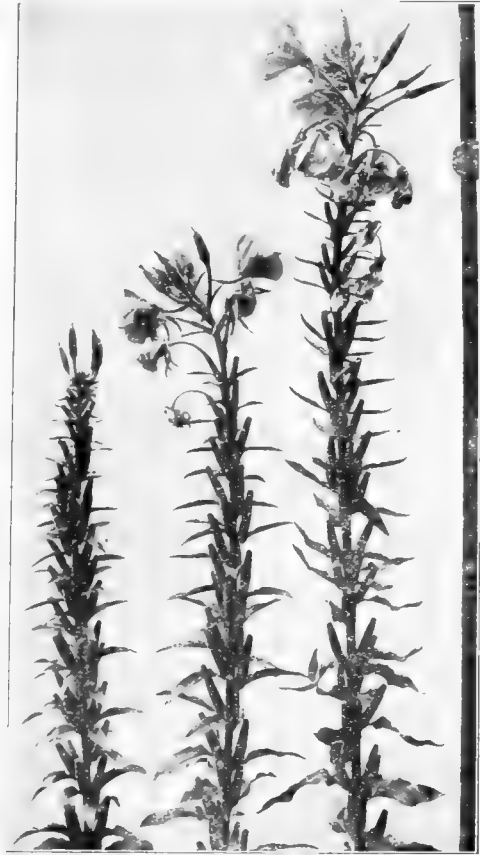


Fig. 21. *O. (biennis* \times *Lamarckiana* de Vries) F₁, einjährig, 13. 8. 16. Die Drillinge gegen Ende der Blütezeit, ungefähr im natürlichen Verhältnis ihrer Höhe aufgenommen. Rechts die hohe *laeta* noch mit zahlreichen Blütenknospen, links die niedrige *fallax* mit schon gehemmter Infloreszenzspitze und dichter Fruchtbäre, in der Mitte *velutina*.

Lamarckiana X (vergl. S. 1) nur die Zwillinge erzog, liefert mir die Rasse von *biennis*, die ich seit 1914 verwende, immer Drillinge (Fig. 21), nämlich außer *laeta* und *velutina* noch eine Form, die mit dem reziproken Bastard *O. (Lamarckiana* \times *biennis*) identisch, also eine *fallax* ist. Die drei Formen sind schon in den Keimshalen mit Sicherheit zu



Fig. 22. *O. (biennis* \times *Lamarckiana* Her.-Nilss. rotnervig) F_1 *fallax*, einjährig, 4. 9. 15. Die Buckligkeit der Stengelblätter ist deutlich.

erkennen, wenn die Pflänzchen einige Primärblätter gebildet haben. Die *fallax* keimt wie *Lamarckiana*, die *laeta* ist von gleich alter *biennis* nicht zu unterscheiden, die *velutina* hat ihren besonderen Typus und ist an den Primärblättern häufig gelb gestreift; vergl. die Beschreibung der Keimlingstypen S. 158. Im Rosettenzustand hat die *fallax* breite, bucklige, rotnervige Blätter, die *laeta* breite, glatte, weißnervige, und

die *velutina* schmälere, glatte, weißnervige, stärker behaarte Blätter. Mit dem Treiben der Stengel werden die Unterschiede immer augenfälliger; nur die unteren Stengelblätter der *velutina* zeigen häufig schwach rosarote Färbung der Mittelnerven, ohne je dem tiefen bläulichen Rot der *fallax*-Nerven nahezukommen. Die *fallax* (Fig. 21, 22, 23, 38, 39) braucht nicht noch einmal beschrieben zu werden; Stengelhöhe wieder bis 110 cm bzw. bei zweijähriger Kultur bis 150 cm; Samen zu 26—27% keimhaltig. Die *laeta* (Fig. 24) hat von der Mutter *biennis*: die Art der Verzweigung, die glatten Blätter, die etwas rauhe Behaarung, das Fehlen der roten Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten, die grünen Kelche und Früchte, die gerade abgestutzten Infloreszenzspitzen; vom Vater *Lamarckiana*: die weißen Blattnerven, die langen Griffel, die die Narben wenigstens an den späteren Blüten fast ganz über die Antheren emporheben; die Blütenknospen sind schlanker als bei *biennis*, aber nicht ganz so schlank wie bei *Lamarckiana*; die Blüten sind ziemlich groß, die Kronblätter 35 mm lang, hellgelb; die Antheren sind groß, aber noch ärmer an Pollen als die der *biennis*; die Brakteen sind aufrecht, in der Form ähnlich denen der *biennis*, aber wellig und verdreht, die Spitzen der Brakteen an den jungen Blütenknospen ebenso wie die Spitzen der Kelchzipfel grün, nicht rot wie bei *biennis*; der Wuchs ist noch höher als bei der *Lamarckiana* (einjährig bis 155, zweijährig bis 190 cm), die stärkeren Achsen rinnig-kantig; die Frucht-



Fig. 23. *O. (biennis* \times *Lamarckiana* Her.-Nilss. rotnervig) *fallax* F₂, einjährig, 16. 8. 16, ohne die starken Grundäste erzogen (vergl. Fig. 38, 45). Der Hauptsproß ist nicht viel höher als die Seitenäste, kaum über 1 m hoch, der Fruchtstand ist besonders am Hauptsproß sehr dicht.

ähren, besonders am Hauptstamm, sind sehr lang und schlank; die Früchte sind vielleicht etwas länger und schlanker noch als bei *O. biennis*, wie bei dieser grob behaart: die Samen zu 39—56% keimhaltig. Alles in allem erscheint die *laeta* wie eine vergrößerte *biennis* mit weißen Blattnerven, grünen Kelchzipfel- und Brakteenspitzen, mittellangen Griffeln, schlankeren Fruchstäben, zahlreichen tauben Samen.

Die *velutina* (Fig. 24) ist von beiden Eltern weit verschieden; von der *biennis* hat sie die ganz zwischen den Antheren liegenden Narben, von der *Lamarckiana* die roten Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten, die braunroten, allerdings nicht sehr kräftigen Streifen am Kelch und an den Früchten, die weißen Blattnerven, die pollenreichen Antheren; die Knospen sind dick und plump, ganz anders gestaltet als bei beiden Eltern, die Kronblätter sind 35 mm lang, dunkler gelb als selbst bei *biennis*; die Brakteen sind zurückgeschlagen, oft rinnig; die Früchte sind lang und groß, vom dicken Grund schlank kegelförmig verjüngt, fein behaart; die Samen sind zu 16—37% keimhaltig; Stengel und Blätter sind mit weichen Haaren dicht bedeckt: die Blätter sind beträchtlich schmaler als bei beiden Eltern: der Wuchs ist höher als bei *biennis*, aber meist etwas niedriger als bei *Lamarckiana*, beträchtlich niedriger als bei *laeta* (einfährig bis 130, zweifährig bis 170 cm hoch), die Achsen zylindrisch, nicht kantig, an den Infloreszenzspitzen zwischen den Blütenknospen purpurn. — Die aus den Beschreibungen zu entnehmenden Unterschiede zwischen *laeta* und *velutina* hat de Vries ausführlich geschildert. Wir legen besonderen Wert darauf, daß die beiden Bastardgeschwister außer in den von de Vries hervorgehobenen Merkmalen auch in der Anthokyanbildung sich unterscheiden: die *laeta* ohne Anthokyan in den Haarpolstern, am Kelch und an den Früchten, die *velutina* rot getupft, mit roten Streifen an Kelchen und Früchten¹). Die dritte Schwesterform, die *fallax*, hat dieselbe Pigmentierung wie die *velutina*, nur noch bedeutend kräftiger, und zudem die tiefroten Blattnerven, die der *velutina* abgehen.

¹ Honing (S. 266) meint allerdings, daß die rote Färbung des Kelchs „für die *laeta*- und *velutina*-Frage von keiner Bedeutung“ ist, „da nicht alle *velutina* — z. B. jene von der *biennis* nicht — einen roten Kelch haben“. Sein abweichender Befund dürfte einmal davon herrühren, daß das von ihm verwendete *Lamarckiana*-Material sehr schwache Anthokyanbildung am Kelch besaß; die Kelche waren hier „gelbgrün, nur selten mit rötlicher Färbung“ (S. 266); andererseits wahrscheinlich auch davon, daß er die spät gebildeten Blüten, an denen die Kelchfärbung oft erst deutlich wird, nicht untersucht hat.

Zahlen für *O. biennis* II 1 \times *Lamarckiana* Vries II 1, 1915 hergestellt, 1916 gesät: 47 Samen gekeimt, 11 nicht gekeimt, taub. Die *velutina* in den Keimshalen teilweise mit gelbstreifigen Blättern. Blühend 42 Individuen, davon 21 weißnervige *laeta*, 19 weißnervige *velutina*, 2 rotnervige *fallax*. — *O. biennis* II 5 \times *Lamarckiana* Vries II 2, 1915 hergestellt, 1916 gesät: 70 Samen gekeimt, 27 nicht gekeimt, davon 1 mit



Fig. 24. *O. (biennis \times Lamarckiana)* F₁, einjährig, 29. 7. 16.
Rechts *laeta*, links *velutina*.

Embryo, 26 taub. Die *velutina* in den Keimshalen etwa zur Hälfte gelbstreifig. Blühend 63 Pflanzen, davon 27 weißnervige *laeta*, 32 weißnervige *velutina*, 4 rotnervige *fallax*.

O. biennis I 1 \times *Lamarckiana* Heribert-Nilsson A I 1, 1914 hergestellt, 1915 gesät: 132 Samen gekeimt, 60 nicht gekeimt, davon 55 taub, 5 mit Embryo. Blühend 1915 einjährig 63 Pflanzen, davon 9 weißnervige *laeta*, 37 weißnervige *velutina*, 17 rotnervige *fallax*. 1916 blühen zweijährig 31 Pflanzen, davon 8 weißnervige *laeta*, 7 weißnervige *velutina*, 16 rotnervige *fallax*; zusammen 17 *laeta*, 44 *velutina*, 33 *fallax*.

O. biennis II 1 \times *Lamarckiana* Heribert-Nilsson A I 31, 1915 hergestellt, 1916 gesät: 59 Samen gekeimt, 22 nicht gekeimt, davon 21 taub, 1 mit Embryo; von den gekeimten 9 ausgeblieben. Die *velutina* teilweise gelbstreifig. Blühend 46 Pflanzen, davon 7 weißnervige *laeta*, 27 weißnervige *velutina*, 12 rotnervige *fallax*.

O. biennis II 2 \times *Lamarckiana* Heribert-Nilsson C II weißnervig 1, 1915 hergestellt, 1916 gesät: 75 Samen gekeimt, 30 nicht gekeimt, taub. Blühend 71 Pflanzen, davon 51 weißnervige *laeta*, 19 weißnervige *velutina*, die teilweise noch auf den Beeten an den unteren Blättern gelbe Ränder zeigen, 1 rotnervige *fallax*. Unter den *velutina* sind zwei Individuen mit breiteren, hellgrünen Blättern und kleineren, blasseren Blumenkronen, sie stimmen mit dem Bastard *subvelutina* aus *biennis* \times *rubrinervis* überein (vergl. S. 194) und sind wohl aus Pollenzellen hervorgegangen, die nach *rubrinervis* mutiert hatten.

Von den Drillingen fängt die *velutina* zuerst zu blühen an, die *laeta* zuletzt. 1916 begann die *velutina* am 1. Juli mit der Blüte, die *fallax* am 6. Juli, die *laeta* am 8. Juli. In der Entfaltung der Blütenknospen am Abend ist die *fallax* (gleichgültig aus welcher Kombination gewonnen, bei sämtlichen später als *fallax* aufgeführten Formen) allen übrigen Formen voran, dafür welken die Knospen am Morgen auch am frühesten: von den Drillingen folgt die *velutina*, die *laeta* macht den Schluß. An manchen Juli-Abenden waren alle *fallax*-Beete und einzelnen *fallax*-Individuen eine halbe bis eine ganze Stunde lang mit ihren geöffneten Blüten unter den übrigen noch nicht aufgeblühten Formen weithin sichtbar.

O. biennis \times *Lamarckiana*-rotnervig. Die Kreuzung liefert fünf verschiedene Formen, nämlich *laeta* weiß- und rotnervig, *velutina* weiß- und rotnervig, *fallax* rotnervig. Das Ergebnis hat nichts Überraschendes, weil Heribert-Nilsson gezeigt hat, daß die rotnervigen *Lamarckiana*-Individuen im Nervenfarbenfaktor immer heterozygotisch sind. Die rote Farbe der Blattnerven hat bei *laeta* und *velutina* einen schwachen Stich ins Gelbliche, im Gegensatz zu dem purpurnen, bläustichigen Rot der *fallax*-Nerven. Die Nervenfarbe ist schon an den Blattrosetten deutlich zu erkennen, gegen Ende der Blüte blaßt das Rot wie überall aus. Die Rotfärbung der Blütenkelche ist bei der rotnervigen *velutina* intensiver als bei der weißnervigen; die Blätter scheinen bei der rotnervigen *laeta* etwas breiter zu sein als bei der weißnervigen. Kelche und Früchte der *laeta* sind auch dann grün, wenn die Nerven rot gefärbt sind.

Zahlen für *biennis* I 1 \times *Lamarckiana* Heribert-Nilsson B I rotnervig 1, hergestellt 1914, gesät 1915: 142 Samen gekeimt, 78 nicht gekeimt, davon 67 taub, 11 mit Embryo. Blühend 1915 einjährig 128 Pflanzen, davon 19 *laeta*, und zwar 6 rotnervige, 9 weißnervige, 4 fragliche (die Auszählung ist zu spät im Jahr vorgenommen worden), 91 *velutina*, und zwar 33 rotnervige, 47 weißnervige, 11 fragliche, endlich 18 rotnervige *fallax*. Unter den *velutina* waren (wie auch auf einigen anderen Beeten) einige schwache

Individuen mit dünnem, längs aufplatzendem, umfallendem Stengel und sehr schmalen Blättern, vielleicht nur kranke Pflanzen. 1916 blühten zweijährig noch 9 Pflanzen, davon 1 rotnervige *lacta*, 1 rotnervige *fallax*, 2 rotnervige *velutina*, 4 weißnervige *velutina*, 1 weißnervige *velutina*-Mutante, niedrig, reich verzweigt, mit kleinen schmalen Blättern und kleinen Blüten. Zusammen traten auf: 20 *lacta*, 98 *velutina*, 19 *fallax*.



Fig. 25. *O. (Lamarckiana × suaveolens) F₁ suavi-lacta*, zweijährig, auf der Höhe der Blüte, 26. 7. 16.



Fig. 26. *O. (Lamarckiana × suaveolens) F₁ suavi-velutina*, zweijährig, auf der Höhe der Blüte, 24. 7. 16.

O. Lamarckiana (weißnervig) \times *suaveolens*. Samen zu 92—95% gesund, Früchte reich an Samen, sehr groß und dick. Es treten Zwillinge auf, die mit *lacta* und *velutina* identifiziert werden können, beide deutlich an die *flava* aus *suaveolens* \times *biennis* und reziprok erinnern, aber sehr kräftige, hohe, reich verzweigte Pflanzen werden. Die Rosettenblätter (die Pflanzen wurden im Herbst ausgesetzt, zweijährig erzogen)

sind bei beiden Zwillingen stark bucklig, mehr oder weniger gelbgrün, die der *laeta* breiter, auffallend rot gefleckt, die der *velutina* schmaler, wenig gefleckt. Erwachsene *laeta* (Fig. 25): Blätter breit, dunkelgrün, weißnervig, bucklig, Stengel hoch, einjährig 140, zweijährig 200 cm lang, oben kantig, unten rot überlaufen, fein behaart, wie die Fruchtknoten ohne rote Tupfen. Blüten- und Fruchtstände lang und schlank. Brakteen aufgerichtet. Knospen schlank mit fein ausgezogenen Kelchzipfeln, wie bei *flava*. Kelch grün. Krone sattgelb, flach glockenförmig (wie bei *O. Lamareckiana*), früh am Abend sich öffnend und lange am Tag offen bleibend, Kronblätter 38 mm lang. Narben zuerst fast ganz zwischen den Antheren, an den späteren Blüten noch zur Hälfte von den Antheren gedeckt. Antheren ziemlich reich an Pollen. Früchte glänzend grün, nicht rotstreifig, fein behaart.

Erwachsene *velutina* (Fig. 26): Stengel etwas niedriger, einjährig 130, zweijährig 150 cm hoch, weit hinauf rot überlaufen, rund, fein behaart, wie die Fruchtknoten reichlich rot getupft, mit starken, niederliegend-aufsteigenden, leicht abbrechenden Grundästen. Blätter sehr breit, sehr dunkel grün, weißnervig. Die Blüte beginnt früher als bei der *laeta*. Brakteen groß, aus breitem Grund zugespitzt, ähnlich geformt wie bei *O. suaveolens*, zurückgebogen, oft rinnig, Knospen etwas dicker als bei der *laeta*, aber noch immer recht schlank, die Kelchzipfel ebenfalls ziemlich fein zugespitzt. Kelch breit rotstreifig. Krone dunkelgelb, radförmig, Kronblätter 38 mm lang. Narben zwischen den Antheren. Antheren reich an Pollen. Früchte mit starken roten Streifen, sonst glänzend grün, am Grund ziemlich dick, fein behaart. Fruchthähren ziemlich dicht, kürzer als bei der *laeta*. — In Wuchs, Behaarung, Gestalt und Farbe der Blütenknospen erinnert diese *velutina* mehr an die *fallax* als an die *velutina* aus *O. biennis*.

Als Abweicher traten unter den zuletzt gekeimten Individuen auf: ein schwaches, fast kahles, graulichgrünes, nicht zur Blüte gelangendes: zwei einander vollkommen gleiche, *velutina*-artige, an die *blanda* aus *O. rubrinervis* \times *Lamareckiana* (vergl. unten S. 195) erinnernde Individuen, die wahrscheinlich aus nach *rubrinervis* mutierten Eizellen der *O. Lamareckiana* hervorgegangen waren: Stengel rot angelaufen, mit niederliegenden starken Grundästen, wie die Fruchtknoten stark getupft, Blätter mittelbreit, gar nicht bucklig, weich behaart, die unteren mit rötlichem Mittelnerv, Blütenknospen groß und dick, breit rotstreifig, Kelchzipfel lang zugespitzt, ziemlich dicht und lang abstehend behaart, Kronen groß, tiefgelb, Narben zwischen den Antheren, Früchte groß,

dick, breit rotstreifig, alle Organe ziemlich brüchig, doch nicht so wie bei *blanda*.

Zahlen für *O. Lamarckiana* H.-N. A I 2 \times *suaveolens* I 5, hergestellt 1914, gesät Juli 1915: 317 Samen gekeimt, 6 nicht gekeimt, davon 2 mit Embryo, 4 leer. Die Keimpflanzen wurden größtenteils im Herbst in den Garten gebracht und dort überwintert, wobei viele zugrunde gingen; ein kleiner Teil wurde erst im Frühjahr 1916 ausgepflanzt,

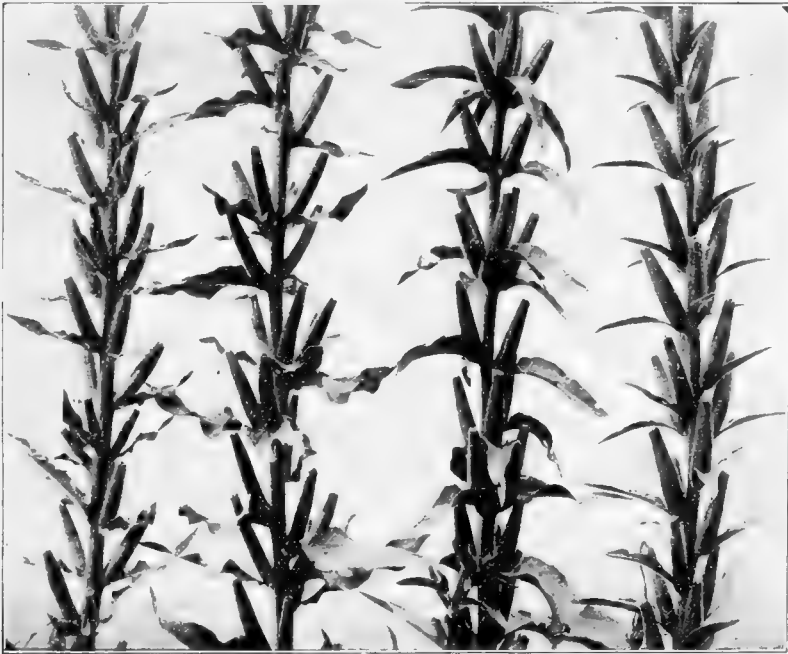


Fig. 27. *O. (suaveolens \times Lamarckiana)* F₁, zweijährig, 13. 8. 16. Untere Früchte der Vierlinge. Von links nach rechts: *bienni-lacta*, *suavi-lacta*, *suavi-velutina*, *bienni-velutina*. Die Brakteen sind bei den *suavi*-Formen viel größer als bei den *bienni*-Formen, bei beiden *lactae* stark wellig und gedreht. Die Früchte sind bei den *velutinae* schlank kegelförmig, bei den *lactae* mehr zylindrisch; bei den *bienni*-Formen, besonders der *velutina*, sind sie kräftig behaart.

und die betreffenden Individuen sind oben als „einjährig“ bezeichnet, weil sich derart behandelte Pflanzen nach meinen sonstigen Erfahrungen wie einjährige, im Frühjahr angekeimte verhalten. Zur Blüte kamen 139 Individuen; eine Auszählung wurde nicht vorgenommen, wegen der möglichen Selektion, die durch das teilweise Auswintern eingetreten sein konnte.

O. suaveolens \times *Lamarckiana*. Samen zu 91–93% gesund. Die erste Bastardgeneration ist vierförmig (Fig. 27, 28, 29). Außer den eben beschriebenen Zwillingen der reziproken Kreuzung treten noch

eine *laeta* und eine *velutina* auf, die mit den aus *O. biennis* gewonnenen identisch sind; diese sollen als *bienni-laeta* und *bienni-velutina* bezeichnet werden, während das andere Paar *suavi-laeta* und *suavi-velutina* heißen soll. Alle vier Formen sind weißnervig. Die *bienni*-Zwillinge haben

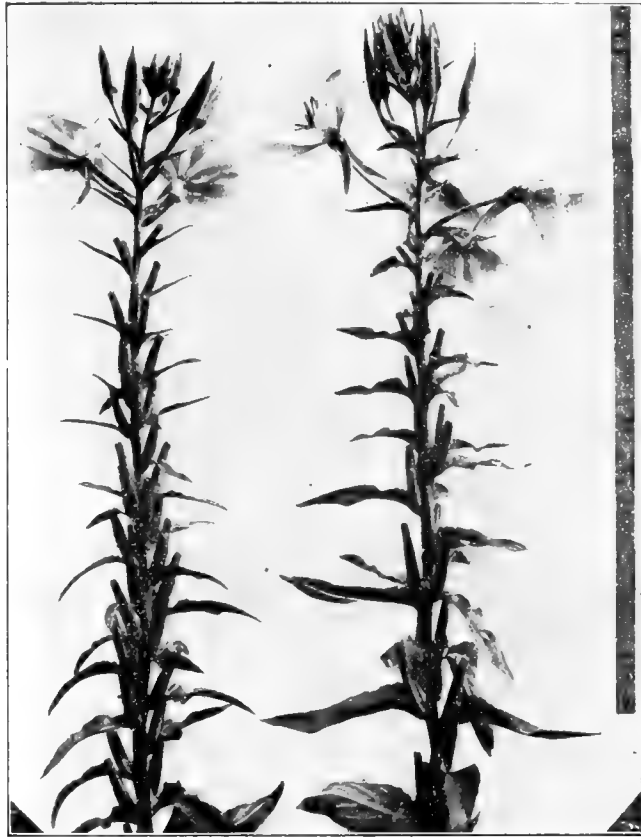


Fig. 28. *O. (suaveolens × Lamarckiana) F₁*, zweijährig, 26. 7. 16.
Links *bienni-velutina*, rechts *suavi-velutina*.

schmälere Blätter und etwas kleinere Blüten (Kronblätter 35 mm lang) als die *suavi*-Zwillinge. Zuerst blüht die *bienni-velutina* (25. Juni 1916), dann die *suavi-velutina* (1. Juli 1916), darauf die *bienni-laeta* (7. Juli 1916), endlich die *suavi-laeta*. Am niedrigsten sind die Stengel der *bienni-velutina* (einjährig 120, zweijährig 140 cm hoch), etwas höher die der *suavi-velutina* (einjährig 130, zweijährig 150 cm hoch), beträchtlich

höher und kräftiger die der beiden *laetae* (zweijährig bis 200 cm hoch). Die beiden *velutinae* sind weit voneinander verschieden; vor allem fällt der Unterschied zwischen den großen breiten Brakteen der *suavi-velutina* und den kleinen schmalen Brakteen der *bienni-velutina* auf (Fig. 28), weiter die viel stärkere Rotfärbung des Kelchs der *suavi-velutina*. Die



Fig. 29. *O. (suaveolens* \times *Lamarckiana*) F_1 , zweijährig, Anfang Juli 1916, im Beginn der Blüte, sehr kräftig. Links *suavi-laeta* mit breiten buckligen Blättern und spitz auslaufender Infloreszenz, rechts *bienni-laeta* mit etwas schmäleren glatten Blättern und breit abgestutzter Infloreszenzspitze; vergl. die *laeta* in Fig. 24 rechts.

bienni-laeta ist vor allem durch die gerade abgestutzten Infloreszenzspitzen¹⁾, die grob behaarten Stengel und Früchte von der *suavi-laeta* zu unterscheiden, welche spitzauslaufende Infloreszenzen und feine Haare an Stengeln und Früchten hat (Fig. 29). Der Prozentsatz der gesunden

¹⁾ Ganz wie *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *laeta* und wie *biennis*.

Samen ist bei den *bienni*-Formen so niedrig wie bei den Zwillingen aus der *biennis*, bei den *suavi*-Formen ist er höher (vergl. S. 142). — Als Mutante trat ein zierliches, nur 50 cm hohes, sehr schmalblättriges, im übrigen an *suavi-laeta* erinnerndes Individuum auf¹⁾.

Zahlen für *O. suaveolens* I 5 \times *Lamarckiana* H.-N. A 12: Samen wie bei der reziproken Kreuzung behandelt; gekeimt 290, nicht gekeimt 31, davon 3 mit Embryo.



Fig. 30. *O. (rubrinervis* \times *biennis*) *F*₁ *fallax*, zweijährig.
1. 7. 16.

28 leer. Zur Blüte kamen 206 Individuen, die nicht ausgezählt wurden. Wenn der Winter nicht Selektion getrieben hat, sind die *suavi*-Formen häufiger als die *bienni*-Formen.

O. rubrinervis \times *biennis*. Samen zu 94—95% keimhaltig. Die Kreuzung ist nach de Vries (1913, S. 194) einförmig und führt den

¹⁾ Der *suaveolens*-Anteil bzw. *flavens*-Komplex dieser Mutante ist vielleicht im selben Sinn abgeändert wie bei der von de Vries (1916a, S. 7) beschriebenen Mutation *jaculatrix* aus selbstbefruchteter *O. suaveolens*.

Typus *O. (Lamarckiana* \times *biennis*). Die Keimpflanzen und Rosetten gehören tatsächlich alle dem *fallax*-Typus an, die Blätter der Rosetten sind bucklig und haben tiefrote Nerven. Wenn die Stengel treiben, differenzieren sich aber bei mir zwei Formen, wie nach der Beschaffenheit der Samen zu erwarten war, nämlich eine typische *fallax* (Fig. 30, 32, 33)



Fig. 31. *O. (rubrinervis* \times *biennis*) F_1 *subfallax*, einjährig, 6. 8. 16. Der lange Griffel und die Zurückbiegung der Kronblätter sind zu erkennen.

und eine Form mit etwas schmäleren, zungenförmig verlängerten, weniger buckligen, heller grünen, tiefer gezähnelten Blättern und manchmal schwächer verzweigtem Stengel, die als *subfallax* bezeichnet werden soll (Fig. 31, 32, 33). Bei der Blüte werden die Unterschiede auffallend. Die eigentliche *fallax* ist von dem betreffenden Bastard der *O. Lamarckiana* nicht zu unterscheiden; die Stengel werden zweijährig bis

170 cm hoch, die Kelche sind breit und dunkel rotstreifig, die Kronblätter tief gelb, bis 35 mm lang, die entfalteten Kronen rad-glockenförmig, die Narben liegen zwischen den Antheren: die Samen sind zu 20—27% keimhaltig. Bei der *subfallax* sind die Kelche im unteren



Fig. 32. *O. (rubrinervis x biennis) F₁*, einjährig, 6. 9. 15. Links *fallax*, mit starken Seitenzweigen unter der kurz bleibenden Hauptinfloreszenz, wie die *fallax* aus *O. Lamarckiana* (vergl. Fig. 22). Rechts die höher aufwachsende *subfallax* mit lange fortwachsender Hauptinfloreszenz. Beide haben bucklige Stengelblätter, die der *subfallax* sind länger.

Teil der Infloreszenz rein grün, oben schwach rotstreifig, die Kronblätter hellgelb, bis 32 mm lang, die entfalteten Kronen fast trichterförmig, ihre Blätter unten zusammenneigend, oben nach außen geschlagen (Fig. 31); die Narben der oberen Blüten liegen meist ganz über den

Antheren (Fig. 31, 33) was im Verein mit der hellen Kronenfarbe an *lacta* erinnert. Der Stengel wächst oft etwas höher und schlanker auf als bei der gedrungenen *fallax*, mit stärkerem Dominieren des Haupt-



Fig. 33. *O. (rubrinervis × biennis) F₁*, zweijährig, 26. 7. 16. Links *fallax* wieder mit Seitenästen nahe dem Hauptgipfel, rechts *subfallax*, in derselben Höhe unverzweigt, mit weit vorragenden Narben. — Der auffallende Unterschied in der Dichte der Fruchtstände, der zwischen den in Fig. 32 und den in Fig. 33 wiedergegebenen Pflanzen besteht, ist charakteristisch für den Unterschied zwischen ein- und zweijährig erzogenen Pflanzen. Die zweijährigen haben dichter gedrängte Früchte.

sprosses gegenüber den oberen Seitensprossen (Fig. 32). Die Samen sind zu 61—62% keimhaltig. Im übrigen hat die *subfallax* die purpurne Nervenfarbe, die rote Punktierung der Stengel und Fruchtknoten, die

Rotstreifigkeit der jungen Früchte, die dichten kurzen Fruchtstände (Fig. 33) ganz wie *fallax*.

Zahlen für *O. rubrinervis* I 2 \times *biennis* I 1, 1914 hergestellt, 1915 gesät: 208 Samen gekeimt, 10 nicht gekeimt, ohne Embryo. Blühend 1915 einjährig 40 Pflanzen es waren viel mehr ausgepflanzt worden, aber so dicht, daß die Rosetten sich im Wachs-

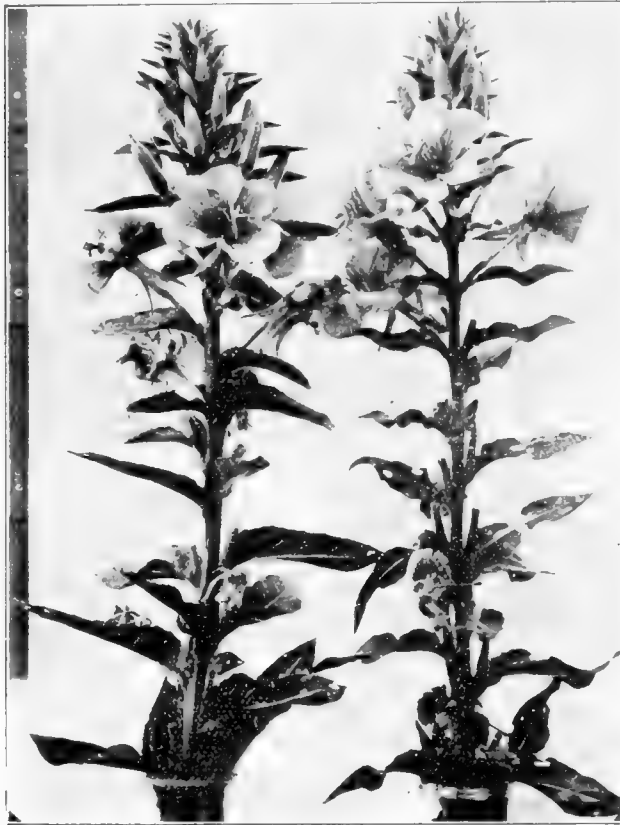


Fig. 34. *O. (biennis \times rubrinervis) F₁*, einjährig, 29. 7. 16. Rechts *velutina*, links *subvelutina* mit größeren breiteren Brakteen und etwas kleineren Kronen.

tum behinderten, davon 20 *fallax* und 20 *subfallax*. 1916 kamen 22 Individuen zweijährig zur Blüte, davon 13 *fallax* und 9 *subfallax*. Von im Topf überwinterten Pflanzen blühten 1916 noch 6 *fallax* und 17 *subfallax*. Zusammen waren es also 39 *fallax* und 46 *subfallax*.

O. biennis \times rubrinervis (weißnervig). Samen zu 62% keimhaltig. Die Kreuzung liefert nach de Vries (1913, S. 201) die Zwillinge *laeta*

und *velutina*; diesen Befund bestätigt Honing (1911, z. B. S. 275/6), der aber hervorhebt, daß „bei *O. rubrinervis* als Vater die *laeta* und *velutina* beide *rubrinervis*-Kinder“ sind; das soll soviel heißen, daß die „*laeta*“ der *velutina* viel ähnlicher ist als in der Kreuzung *biennis* ×



Fig. 35. *O. (biennis* × *rubrinervis*) F_1 , einjährig, 13. 8. 16. Rechts *velutina*, links *subvelutina* mit längerem Griffel. In diesem Zustand sind die beiden Formen, von der Färbung abgesehen, einander sehr ähnlich.

Lamarckiana. Was ich bei meinen Materialien finde, sind zwei ausgesprochene (weißnervige) *velutina*-Formen (Fig. 34, 35). Die eine *velutina* ist von der *velutina* aus der *O. Lamarckiana* kaum zu unterscheiden, sie ist wie diese schmalblättrig und dunkelgrün, wird einjährig 130 cm hoch, und hat auch deutlich rotstreifige Kelche und

rotangelaufene Früchte. Die andere Form steht zur ersten ungefähr im selben Verhältnis wie die *subfallax* der reziproken Kreuzung zur *fallax*, sie soll entsprechend *subvelutina* heißen. Ihre Blätter sind breiter, hellgrün, die Kronen trichterförmig, die Kronblätter etwas kleiner (28 mm lang), hellgelb, die Kelche zuerst ganz grün, erst bei den späteren Blüten sehr schwach rotgestreift; die Narben liegen bei den letzten Blüten mitunter ganz über den Antheren; der Stengel wächst höher auf, bis 155 cm, was an *laeta* erinnert. Dagegen hat die *subvelutina* dicke Knospen, schlank kegelförmige feinhaarige Früchte, zurückgebogene etwas rinnige Brakteen (dasselbe findet Honing S. 263 bei seiner „*laeta*“, während de Vries, 1913, S. 201 die Brakteen der „*laeta*“ flach nennt), dichte, weiche Behaarung, rote Tupfen auf Stengel und Fruchtknoten, alles wie die *velutina*. Auch die Keimpflanzen der *subvelutina* sind denen der *velutina* viel ähnlicher als denen der *laeta*, doch stellen sie sich durch geringere Größe der Blätter zwischen *velutina* und *laeta*. Es ist also nicht zu leugnen, daß die *subvelutina* verschiedene Anklänge an *laeta* zeigt, doch scheint mir die Ähnlichkeit mit *velutina* zu überwiegen. Das soll aber nur für mein Material gesagt sein; de Vries muß anderes Material verwendet haben, denn seine *laeta* hat nach seiner Fig. 86, S. 201, viel schlankere Knospen als meine *subvelutina*. — Einzelne Individuen waren nicht mit Sicherheit bei *velutina* unterzubringen; vielleicht sind bei größerem Umfang der Kulturen drei oder noch mehr Formen unterscheidbar.

Außer den beiden *velutinae* treten noch die beiden rotnervigen *fallax*-Formen auf, die wir aus der reziproken Kreuzung schon kennen, *fallax* (einjährig 110 cm hoch) und *subfallax*; im ganzen ist die erste Bastardgeneration also mindestens vierförmig.

Zahlen für *O. biennis* II 4 \times *rubrinervis* II 1, hergestellt 1915, gesät 1916: 41 Samen gekeimt, 22 große nicht gekeimt, davon 18 taub, 4 mit Embryo; die *velutina*-Keimlinge teilweise gelbstreifig. Blühend 36 Pflanzen, davon 19 *velutina*, 9 *subvelutina*, 2 fragliche *velutina*-Formen, 5 *fallax*, 1 *subfallax*.

O. rubrinervis \times *Lamarckiana*-weißnervig. Samen zu 55—59% keimhaltig. Nach de Vries besteht die F₁-Generation zu gleichen Teilen aus *Lamarckiana* und „*subrobusta*“, einer *rubrinervis*-ähnlichen Form, die de Vries ursprünglich, z. B. in der „Mutationstheorie“, von *rubrinervis* nicht ausdrücklich unterschieden hat (vergl. 1913, S. 191), bis Honing (1910, S. 239) auf die Differenzen zwischen *rubrinervis* und dem Bastard und zugleich auf die Übereinstimmung des Bastardes mit der von Schouten beschriebenen Mutante *O. Lamarckiana-blanda* aufmerksam

machte. Ich werde im folgenden die Bezeichnung *blanda* anwenden, weil das Wort für etwa nötig werdende Zusammensetzungen bequemer ist als *subrobusta*. Ich habe in einer kleinen Kultur, wohl zufällig, nur *blanda* erhalten, in weißnervigen gleichförmigen, deutlich zwischen den beiden Eltern stehenden Individuen. Honing hat die Form ausführlich beschrieben und mit den Eltern verglichen. Ich möchte vor allem hervorheben, daß schon die Keimpflanzen eine zwischen den Elterntypen stehende Form darstellen, die Stengel und Fruchtknoten reichlich rot getupft, die dicken Kelche und Früchte stark rot gefärbt und alle Organe, ähnlich wie bei *rubrinervis*, sehr spröde und brüchig sind. Der Stengel hat starke niederliegend-aufsteigende Grundäste und ist rot überlaufen, die Kelchblätter sind abstehend behaart, die Kronblätter dunkelgelb, 42 mm lang, die Griffel sehr lang, die Narben dick, die Antheren sehr pollenreich.

Zahlen für *O. rubrinervis* 5 \times *Lamarckiana* H.-N. weißnervig A 12. Hergestellt 1914, gesät 1916, und zwar ziemlich spät und gleich in Erde, so daß die nicht keimenden Samen nicht kontrolliert werden konnten. Es blühten 20 gleichförmige *blanda*-Individuen.

O. rubrinervis \times *Lamarckiana*-rotnervig. Außer *blanda* fand ich hier wenige Individuen von *Lamarckiana*, und beide Bastardformen zum Teil weiß- zum Teilrotnervig. Die weißnervige *Lamarckiana* blieb Rosette, die rotnervige schien mit den rotnervigen *Lamarckiana*-Stämmen von Heribert-Nilsson nicht ganz identisch zu sein.

Zahlen für *O. rubrinervis* 15 \times *Lamarckiana* H.-N. rotnervig B 12. Behandlung der Samen wie vorher. Blühend 14 *blanda*, davon 9 weißnervig, 5 rotnervig, und 1 rotnervige *Lamarckiana*. Rosette 1 weißnervige *Lamarckiana*.

2. Das Verhalten der Bastarde in den späteren Generationen.

O. (biennis \times *muricata*). F_4 von de Vries (in 1 Exemplar) und F_5 (in 2 Exemplaren) waren untereinander identisch und, soweit ich nach der Erinnerung urteilen kann, der von mir aus anderem Material hergestellten F_1 in allen wesentlichen Punkten gleich. In der F_2 tritt nach Baur¹⁾ Spaltung nach der Blütengröße ein. Im übrigen dürfte der Bastard aber, was die sich entwickelnden Individuen betrifft, konstant sein.

O. (muricata \times *biennis*). F_4 und F_5 von de Vries (in 15 bzw. 27 Individuen) waren gleichförmig und identisch.

O. (suaveolens \times *biennis*) *flava* F_2 . Die auf der F_1 geernteten Samen gaben teils gelbe, teils fast weiße, teils rein weiße Keimpflanzen,

¹⁾ E. Baur, „Einführung“, 1. Aufl. S. 219.

von denen nur der größere Teil der gelben am Leben blieb, während die übrigen zugrunde gingen, ohne Primärblätter zu bilden. Die zur Blüte erzeugten Individuen glichen der rotnervigen Mutterpflanze, von



Fig. 36. *O. (biennis* × *Lamarckiana* X) F_2 , einjährig, 3. 9. 15. Rechts *laeta* rotnervig, großblütig, langgriffelig, mit aufgerichteten sehr welligen Brakteen, links *velutina* weißnervig, großblütig, mit stark abwärts gebogenen rinnigen Brakteen. Der Unterschied zwischen der *velutina* F_2 und der *velutina* F_1 (Fig. 24) rührt vielleicht von der Verwendung verschiedener P-Pflanzen her.

stärkerer Verzweigung abgesehen, durchaus, nur waren sie zum größten Teil weißnervig. Kronblätter 30—32 mm lang.

Gekeimt 93 Samen, 1915 gewonnen, 1916 gesät. Blühend 26 Stück, davon nur eines schwach rotnervig wie F_1 .

O. (biennis × Lamarckiana) laeta-rotnervig. Die F_2 (Fig. 36) war durchweg typische *laeta*, zweijährig bis 190 cm hoch, rotnervig, nur in der Blütengröße verschieden. Die größten Blüten, mit langen Griffeln, beträchtlich größer als bei der F_1 , die Kronblätter 45 mm lang. Weißnerven traten nicht auf. — Die F_3 (Fig. 37), von einem klein-



Fig. 37. *O. (biennis × Lamarckiana) F_3*, einjährig, 29. 7. 16. Rechts *laeta* rotnervig, links *velutina* weißnervig, beide kleinblütig, von kleinblütigen F_2 -Pflanzen.

blütigen F_2 -Individuum, war wieder ganz einförmige, rotnervige, kleinblütige (Kronblätter 32 mm lang), der *O. biennis* sehr ähnliche, auch nur 140 cm hohe *laeta*, mit nicht sehr langen Griffeln: die Spitzen der Kelchblätter erst grün, an den späteren Blüten schwach rot; die Narben an den späteren Blüten meist über den Antheren; die Brakteen klein, schwach wellig, die Fruchtsände wesentlich schlanker als bei *O. biennis*. —

Von der Blütengröße abgesehen, die aber von der F_2 an wenigstens teilweise konstant sein dürfte, kann die *laeta* als vollkommen konstant bezeichnet werden.

Zahlen für F_2 aus $O. (biennis \times Lamareckiana \times) laeta$ rotnervig 3: Samen 1914 gewonnen, 1915 gesät. Gekeimt 291 Samen, nicht gekeimt 84, davon 83 taub, 1 mit Embryo. 1915 blühten einjährig 208 Individuen, 1916 zweijährig 3 großblütige Stücke; Abweicher fehlten. — F_3 , Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät. Gekeimt 54 Samen, nicht gekeimt 80 größere, sämtlich taube Samen. Blühend 48 Stück, ohne Abweicher.

$O. (biennis \times Lamareckiana) velutina$ -weißnervig. Die F_2 (Fig. 36) war durchweg typische *velutina*, weißnervig, nur in der Blütengröße auffallend verschieden. Es waren mindestens zwei Typen, die kleineren Blüten mit ziemlich hellgelber Krone, ihre Kelche schwach gestreift, die größeren Blüten mit dunkler gelber Krone, mit breit rotstreifigen Kelchblättern. Das zuletzt, in weitem zeitlichem Abstand von den übrigen Samen gekeimte Individuum war ein sehr langsam wachsender Zwerg mit kleinen, rundlichen, dicken Blättern, schwach getupftem Stengel und kleinen Blüten, im übrigen von unzweideutiger *velutina*-Prägung. — Die F_3 (Fig. 37), von einem kleinblütigen F_2 -Individuum gewonnen, war typische, einförmige, kleinblütige *velutina*: die unteren Blätter waren blaß rotnervig; Stengel nur 1 m hoch.

Zahlen für F_2 aus $O. (biennis \times Lamareckiana \times) velutina$ weißnervig 3 (Samen 1914 gewonnen, 1915 gesät): Gekeimt 72 Samen, nicht gekeimt 171, davon 169 taub, 2 mit Embryo; 1915 blühten 64 typische Individuen und der Zwerg. — F_3 (Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät): Gekeimt 24 Samen, nicht gekeimt 113, davon 109 taub, 4 mit Embryo. Blühend 16 Stück, ohne Abweicher. — Die Samen keimen sehr langsam, was vielleicht mit der ungewöhnlichen Härte der Testa zusammenhängt.

Die Unterschiede zwischen den Zwillingen bleiben in F_2 und F_3 , wie die Figuren 36 und 37 zeigen, genau so scharf wie in F_1 .

$O. (biennis \times Lamareckiana)$ -rotnervig) *fallax*. Die F_2 besteht zur Hauptsache aus rotnervigen Individuen, die in Wuchs (Fig. 38), Blattform, Anthokyanbildung, Dichte der Fruchtfähren ausgesprochenen *fallax*-Charakter haben. Nach den Blüten sind aber vier Typen zu unterscheiden: a) Blüten sehr groß (Fig. 39), Kronblätter tief gelb, bis 50 mm lang, Kelch bis auf schmale grüne Streifen tief kupferfarbig, Griffel lang, Narben über den Antheren; also die Blüten ganz *Lamareckiana*-ähnlich, nur der Kelch viel stärker pigmentiert als bei der weißnervigen *Lamareckiana*. b) Kronblätter 40 mm lang, tief gelb, Griffel kurz, Kelch breit dunkelrotstreifig etwa wie bei *fallax* F_1 . c) Kronblätter 30 mm lang, sonst wie b. d) Kronblätter 30 mm lang, blasser gelb, Griffel kurz, Kelch schwach rotstreifig. Außerdem fanden

sich: ein Weißnerv mit etwas kürzeren breiteren Blättern, sehr schwach rotstreifigen Kelchen, blaßgelben, 30 mm langen Kronblättern, kurzen Griffeln, ziemlich langer und lockerer, *Lamareckiana*-ähnlicher Fruchtähre: ein verkrüppelter spät blühender Weißnerv, der vielleicht demselben Typus wie das andere Individuum angehörte: ein sehr schwacher, nicht zur Blüte gelangender Weißnerv, mit schmalen *rubrinervis*-ähnlichen Blättern, aber zähen, nicht spröden Organen: endlich zwei Individuen einer Form, die mit der de Vriesschen „Mutante“ *oblonga* und



Fig. 38. *O. (biennis* \times *Lamareckiana* Her.-Nilss. rotnervig) *fallax* F₂, einjährig, rotnervig, großblütig, beim Beginn der Blüte, 7. 7. 16. Niederliegend-aufsteigende Grundäste sehr stark.

mit der Heribert-Nilssonschen „Kombinante“ *dependens* (1915, S. 67) verwandt zu sein scheint: Stengel mit großen schlanken bogig aufsteigenden Grundästen, Blätter rotnervig, die unteren sehr bucklig, unten hohl, die Blätter in der Blütengegend sehr breit, kurz, teilweise herzeiförmig, Kronblätter blaßgelb, 26 mm lang, Griffel kurz, Kelch erst ganz grün, an den späteren Blüten mit kurzen roten Streifen, Spitzen der Kelchzipfel wie der Brakteen kräftig rot, Früchte sehr kurz, in lockerer langer Ähre, schwach rotstreifig.

Auch die vom Haupttypus abweichenden Formen haben sämtlich rot getupfte Stengel und Fruchtknoten und mehr oder weniger rotstreifige Kelche und Früchte.

F₂ aus *O. (biennis* I 1 \times *Lamarckiana* Heribert-Nilsson BI rotnervig 1) *fallax* 1, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 49 Samen, nicht gekeimt 106, davon 104 taub, 2 mit Embryo. Von den gekeimten Samen blieben 2 aus, 3 gaben dickblättrige krüppelhafte, die übrigen 43 gleichmäßige *fallax*-Keimpflanzen. Es blühten 30 *fallax* von den Formen a—d, dazu kamen die 5 beschriebenen Abweicher.



Fig. 39. *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *fallax*. einjährig, 27. 7. 16. Links F₁, rechts ein rotnerviges, großblütiges, langgriffeliges Individuum der F₂.

O. (Lamarckiana \times *biennis*) *fallax* F₃ und F₄ von Heribert-Nilsson. Alles typische *fallax*, rot getupft, mit mittelgroßen Blüten, rot gestreiften Kelchen und Früchten, kurzen Griffeln, dichten Fruchtähren, fast durchweg rotnervig.

Zahlen für F₃ aus einer kleinblütigen F₂-Pflanze 56 8: Gekeimt 22 Samen, nicht gekeimt 91, davon 85 taub, 6 mit Embryo. 1914 blühten 14 Rotnerven mit ziemlich verschieden starker Rottfärbung des Kelchs und 1 Weißnerv mit schwach gestreiftem Kelch; 1915 kamen noch 3 rotnervige Pflanzen zweijährig zur Blüte.

F₄ aus einer kleinblütigen F₃-Pflanze 50/25: Gekeimt 15 Samen, nicht gekeimt 210, davon 208 taub, 2 mit Embryo. 1914 blühten 15 rotnervige Pflanzen.

In der F_2 -Generation tritt nach Heribert-Nilsson (1912, S. 186) Spaltung nach der Blütengröße ein, wie wir sie bei der auf reziprokem Weg gewonnenen *fallax* gefunden haben. In späteren Generationen findet derselbe Autor Abspaltung von Weißnerven (1915, S. 36).



Fig. 40. *O. (rubrinervis × biennis) subfallax* F_2 , einjährig, 15. 8. 16. Großblütiges, langgriffliges, rotnerviges *subfallax*-Individuum.



Fig. 41. *O. (rubrinervis × biennis) subfallax* F_2 , einjährig, 15. 8. 16. Kleinblütiges, weißnerviges *rubrinervis*-Individuum. Infloreszenzachse geschlängelt, Blütenknospen plump, aufgekrümmt.

O. (rubrinervis × biennis) fallax F_2 . Sämtliche Individuen stellen den *fallax*-Typus dar, es sind aber sicher 2, vielleicht 3 Blütengrößen

zu unterscheiden, die sich zudem auf Rot- und Weißnerven verteilen. Die größten Blüten haben 48 mm lange Kronblätter und lange Griffel, die kleineren Blüten sind kurzgrifflig, die kleinsten Blüten beträchtlich kleiner. Der Kelch ist bei den Rotnerven stärker gefärbt als bei den Weißnerven, in beiden Gruppen bei den großen Blüten wieder stärker als bei den kleinen: fast ganz roten Kelch haben die großblütigen Rotnerven. Die Fruchtfähren der Rotnerven sind sehr dicht, die der Weißnerven etwas schlanker.

Zahlen für die F_2 aus $O. (rubrinervis \ 12 \times biennis \ 11) fallax \ 1$; Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 35 Samen, nicht gekeimt 116, davon 1 mit Embryo, 115 taub. Von den gekeimten Samen blieben 2 aus, 6 gaben Krüppel, 27 normale *fallax*. Es blühten 18 gesunde Pflanzen, davon waren 12 rotnervig und 6 weißnervig; von den Rotnerven waren 7 groß- und 5 kleinblütig, von den Weißnerven 2 groß- und 4 kleinblütig.

$O. (rubrinervis \times biennis) subfallax \ F_2$. Die zweite Bastardgeneration spaltet in *subfallax* und *rubrinervis*, und jeder Typus spaltet wieder nach der Nervenfarbe und nach der Blütengröße. Bei der *subfallax* (Fig. 40) scheinen 3 Blütengrößen vorzukommen, mit 45, 35 und 28 mm langen Kronblättern; die größten Blüten haben sehr lange Griffel, sind ganz *Lamarckiana*-ähnlich, die kleinen sind kurzgrifflig, ihre entfaltete Krone ist trichterförmig wie in der F_1 . Die großblütigen Individuen haben breitere Blätter als die kleinblütigen und als die F_1 , die Blätter der Weißnerven sind breiter und stärker bucklig als die der Rotnerven. Nach der sehr schwachen Färbung des Kelchs, der Farbe der Blätter und Kronen sind alle diese Formen zweifellos *subfallax*, keine erinnert an *fallax*. — Die abgespaltene *rubrinervis* (Fig. 41) ist in der Sprödigkeit, der Blattgestalt, der Behaarung, der Schlängelung der Infloreszenzachse, der Gestalt und Lage der Blütenknospen, der Zerknitterung der Kronblätter in der Knospe, der Dicke der Narben ganz identisch mit der Mutterart. Aber die Pflanzen sind beträchtlich schwächer, wenig verzweigt, die Blüten viel kleiner, die Kelche viel schwächer rot gefärbt. Die Länge der Kronblätter ist 33 mm bei einem, und 27 mm bei einem zweiten Typus. Die Blätter sind teils rot-, teils weißnervig; die Rotnerven haben dunkelgelbe Krone und kräftig rotstreifige Kelche, die Kronen der Weißnerven sind viel blasser, ihre Kelche zuerst rein grün, an den späteren Blüten mit schmalen und kurzen roten Streifen versehen. — Ein rotnerviges *subfallax*-Individuum wich von den übrigen auffallend ab. Die Blätter dunkelgrün, viel schmäler als selbst bei der F_1 , die Blüten klein, die Kronblätter nur 28 mm lang, hellgelb, die entfaltete Krone ganz vom *subfallax*-Typus, die Griffel sehr lang, die Narben kurz, dicklich, die

Fruchtfähren sehr dicht. — Die Früchte sind bei allen Formen rotstreifig, die Stengel und Fruchtknoten rot punktiert.

Zahlen der F_2 aus $O. (rubrinervis\ 12 \times biennis\ 11)$ *subfallax* 1, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 71 Samen, nicht gekeimt 32 größere Samen, davon 1 mit Embryo, 31 taub. Die Keimpflanzen waren teilweise sehr schwach, manche krüppelhaft (wahrscheinlich waren die Samen besonders schlecht ausgereift). Es blühten 36 Individuen, davon 14 *subfallax*, 22 *rubrinervis*. Von der *subfallax* 11 rotnervig, 3 weißnervig, von der *rubrinervis* 13 rot- und 9 weißnervig. Im ganzen 24 Rotnerven, 12 Weißnerven.

3. Kreuzungen der Bastarde mit den Elternarten.

a) Sesquizeziproke Kreuzungen.

$O. (biennis \times muricata) \times biennis$ (Samen zu 81—82% keimhaltig) gibt nach de Vries reine *biennis*, unter vollständiger Ausschaltung der *muricata*-Merkmale¹⁾. Ich habe die Kreuzung mit dem von de Vries erhaltenen Bastard und meiner *biennis* gemacht und finde seine Angaben vollkommen bestätigt. Die Nachkommenschaft weist deutliche Unterschiede in der Blütengröße auf (Fig. 42), insofern als die Blüten teils die Größe der von *biennis* haben, teils merklich kleiner sind, im übrigen ist sie aber gleichförmig und von meiner *biennis*-Rasse in nichts zu unterscheiden: Stengel aufrecht, 110 cm hoch, ohne rote Tupfen, Blätter rotnervig, Spitzen der Kelchzipfel und der Brakteen rot, Samen zu 64—74% keimhaltig.

Auch in Kreuzungen verhält sich die so gewonnene *biennis* normal. Bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. muricata* entsteht ein Bastard, der mit $O. (biennis \times muricata)$ identisch ist. Bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. Lamarckiana*-weißnervig entstehen die Drillinge *laeta*, *velutina* und *fallax*, alle vom reinen *biennis*-Typus, ohne jeden Anklang an die Bastarde der *O. muricata*, mit der gewöhnlichen Blütengröße und Wuchshöhe.

Zahlen für $O. (biennis \times muricata)$ de Vries $F_5 \times biennis\ I\ 1$, Samen 1914 gewonnen, 1915 und 1916 gesät: Gekeimt 69 Samen, nicht gekeimt 9, davon 7 taub, 2 mit Embryo. Es blühten 1915 einjährig 56 normale Individuen und 1 Mutante, schmalblättrig, unverzweigt; 1916 kam ein als Rosette überwintertes Exemplar zweijährig zur Blüte. Bei der zweiten Aussaat 1916 keimten 29 Samen, kein Same blieb ungekeimt, es blühten 28 Stück.

$O. [(biennis \times muricata) \times biennis]\ 1 \times muricata\ II$, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 24 Samen, nicht gekeimt 23 Samen, alle taub. Die Kottyledonen

¹⁾ Über die „Ausschaltung der Eigenschaften des zentralen Großelters“ vergl. de Vries, Doppeltzeziproke Bastarde, 1911; und 1913, S. 89ff.

sind anfangs fast immer gelb, der untere Teil wird dann meistens grün; ganz gelb bleibende Keimlinge, 7 Stück, gingen bald ein. Es blühten 16 Individuen.

O. [(biennis × muricata) × biennis] 1 × *Lamarckiana* Vries II 1, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 38 Samen. Es blühten 32 Individuen, davon 20 *lacta* weißnervig, 6 *velutina* weißnervig, 6 *fallax* rotnervig.



Fig. 42. *O. (biennis × muricata) × biennis*, einjährig, 31. 7. 16. Rechts großblütig, von *O. biennis* nicht zu unterscheiden, links kleinblütig.

O. (biennis × Lamarckiana) lacta × biennis. Samen (bei weißnerviger *lacta*) zu 46% keimhaltig. Es entsteht einförmige *biennis*, vollkommen typisch, in allen Teilen und in allen Stadien, die Merkmale der *O. Lamarckiana* werden ausgeschaltet. Vor allem die geringe Höhe der Pflanzen (100—110 cm) unterscheidet sie weithin von der *lacta*: dazu kommt die Rotnervigkeit, die Rotfärbung der Kelch- und Brakteen-

spitzen, die Kürze der Griffel, die Kleinheit der Blüten. — De Vries berichtet über diese Kreuzung nichts, ebensowenig über die folgende.

Zahlen für *O. (biennis* \times *Lamarckiana* \times) *laeta* weißnervig 6 \times *biennis* I 1, Samen gewonnen 1914, gesät 1916: Gekeimt 44 Samen, nicht gekeimt 52, davon 1 mit Embryo, 51 taub. Es blühten 41 Individuen, teilweise etwas verkrüppelt, sonst gleichförmig *biennis*.



Fig. 43. *O. Lamarckiana* aus der Kreuzung *O. Lamarckiana* Her.-Nilss. weißnervig \times (*biennis* \times *Lamarckiana* \times) *laeta* weißnervig, einjährig, bald nach dem Beginn der Blüte, 24. 7. 16. Links groß-, rechts kleinblütig. Brakteen zurückgeschlagen, rinnig, etwas wellig.

O. (biennis \times *Lamarckiana*) *velutina* \times *biennis*. Samen (bei rot-nerviger *velutina*) zu 14% keimhaltig. Schon in den Keimshalen fehlt jede Ähnlichkeit mit *velutina*, die Keimpflanzen haben ganz den *biennis*-bezw. *laeta*-Typus. Die erwachsenen Pflanzen sind wieder typische *biennis*, höchstens 130 cm hoch.

Zahlen für *O. (biennis* \times *Lamarckiana* \times) *velutina* rotnervig 1 \times *biennis* I 1, Samen gewonnen 1914, gesät 1916: Gekeimt 29 Samen, nicht gekeimt 40 größere Samen, alle taub. Es blühten 29 Exemplare, teilweise etwas verkrüppelt.

O. (biennis \times *Lamarckiana*) *fallax* \times *biennis*. Samen zu 45—68% keimhaltig. Es entsteht nicht *biennis*, sondern *fallax*, der zentrale Großelter wird hier also nicht ausgestoßen. Vergleiche auch die iterative Kreuzung *O. (Lamarckiana* \times *biennis*) \times *biennis*, S. 212. Die Kronenlänge war annähernd 35 mm, geringe Unterschiede in der Blütengröße schienen vorhanden, doch ließen sich ohne genaue Messungen keine Gruppen bilden. Der Kelch war immer kräftig rot gestreift, doch nicht überall gleich: die Spitzen der Kelchzipfel waren teilweise kräftig rot, was sonst bei *fallax* nicht in diesem Maß vorkommt. In der Art der Verzweigung, der roten Punktierung der Stengel und Fruchtknoten usw. war keine Abweichung von *fallax* zu beobachten. Höhe 1 m.

Zahlen für *O. (biennis* I 1 \times *Lamarckiana* H.-N. B I rotn. 1) *fallax* \times *biennis* II 5, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 65 Samen. Von den gekeimten 2 schon in den Keimschalen ausgeblieben. Es blühten 61 Pflanzen, sämtlich rotnervig, größtenteils typische gesunde *fallax*. 2 Individuen waren krüppelhaft, 1 war ein Zwerg mit runden Blättern, 2 spät schießende und blühende Exemplare hatten etwas schmalere Blätter, 2 Individuen blieben Rosetten.

O. Lamarckiana \times (*biennis* \times *Lamarckiana*) *laeta*. Samen zu 53% keimhaltig bei der schwedischen, zu 73% bei der de Vriesschen Rasse. Wie de Vries (1913, S. 162) mitteilt, entsteht unter Ausschaltung der *biennis* nur *Lamarckiana*. Ich unterscheide aber nach der Blütengröße mindestens 2 Typen (vergl. Fig. 43), bei denen in der Mitte der Blütezeit (15. August) die Kronblätter 45 und 32 mm lang waren: zu Beginn der Blüte war die Länge der größten Kronen bis 55 mm. Die großblütigen Individuen sind typische *Lamarckiana*, haben lange Griffel und breite braunrote Streifen auf den schlanken Kelchen, die kleinblütigen haben kurzen Griffel und schwache Streifen auf den plumperen Kelchen. Im Wuchs, in der Farbe, in der Punktierung der Stengel und Fruchtknoten, in der Streifung der Früchte, in der Gestalt der Fruchtfähren kommen auch die kleinblütigen Individuen der *O. Lamarckiana* näher als irgend einer anderen Form. Stengelhöhe bis 150 cm. Außer den Haupttypen fanden sich: 1 typische *lata* und 2 Individuen, die wohl als Mutante *oblonga* anzusprechen sind, mit schlanken Ästen, kurzen Blättern, kleinen Blüten, schmalen hellroten Streifen am Kelch, kurzen grünen Früchten.

Zahlen für *O. Lamarckiana* Vries I 2 \times (*biennis* \times *Lamarckiana*) *laeta* weißnervig 6, Samen gewonnen 1914, gesät 1916: Gekeimt 91 Samen, davon einige mit kranker Wurzel, nicht gekeimt 35, davon 1 mit Embryo, 34 taub. Es blühten 81 *Lamarckiana*, davon 40 großblütig, 41 kleinblütig, und die 3 Mutanten, alle weißnervig.

O. Lamarckiana \times (*biennis* \times *Lamarckiana*) *velutina*. Samen zu 35—41% keimhaltig (bei der schwedischen Rasse als Mutter). Auch hier kann ich die Angabe von de Vries bestätigen, daß die *biennis* ausgeschaltet wird. Die entstehende *Lamarckiana* ist mindestens zweiförmig wie bei der vorhergehenden Kreuzung, die Blütengrößen sind dieselben. Stengelhöhe bis 160 cm.

Zahlen für *O. Lamarckiana* H.-N. weißnervig A I 2 \times (*biennis* \times *Lamarckiana*) *velutina* weißnervig 2, Samen 1914 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 48 Samen, nicht gekeimt 92, davon 91 taub, 1 mit Embryo. Es blühten 46 Individuen, davon 24 großblütig, 22 kleinblütig, alle weißnervig, 2 abweichende Keimpflanzen kamen nicht zur Entwicklung.

O. biennis \times (*Lamarckiana* \times *biennis*) *fallax*. Samen zu 41% keimhaltig. Hier wird der zentrale Großelter *Lamarckiana* nicht ausgeschaltet, vielmehr entstehen neben typischer rotnerviger, 110 cm hoher *biennis* folgende Formen: am zahlreichsten *velutina*, und zwar weißnervig und rotnervig, 130—145 cm hoch, wobei die auch durch stärker rotstreifigen Kelch ausgezeichneten Rotnerven in zwei Typen, einen kräftig und einen schwach gefärbten, zu zerfallen scheinen; weiter rotnervige *fallax*, 110 cm hoch: dann eine ungetupfte, grünkeltige Form, die sich von der *biennis* nur durch weiße Blattnerven unterscheidet: am seltensten eine Form, die in den meisten Charakteren vollkommen einer *laeta* entspricht, hoch und schlank aufwächst, fast ganz über den Antheren liegende lange Narben und pollenarme Antheren besitzt, kräftig rot gefärbte Kelchspitzen hat wie *biennis*, bald weißnervig bald blaß rotnervig ist, aber wie *velutina* rote Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten trägt, an den späteren Blütenkelchen auch leicht rot gestreift ist, und *punctilaeta* heißen soll. — Als „Mutanten“ wurden beobachtet: *oblonga*, rotnervig, mit kleinen Blüten, ziemlich breit rotstreifigem Kelch, kurzen Früchten, ziemlich dichter Fruchtlähre, im übrigen der *fallax* recht ähnlich; eine Zwergform von *velutina*, mit sehr kurzen Internodien, breiten Blättern, kleinen hellgelben Blüten. — De Vries berichtet über diese Kreuzung nichts.

Zahlen für *O. biennis* I 1 \times (*Lamarckiana* \times *biennis*) *fallax* F₃ 1 von Heribert-Nilsson, Samen gewonnen 1914, gesät 1915: Gekeimt 142 Samen, nicht gekeimt 63, davon 61 taub, 2 mit Embryo; 1915 einjährig blühend: 84 *velutina*, teils weiß- teils rotnervig (die Auszählung wurde nicht früh genug vorgenommen, um die Rotnerven sicher zu unterscheiden), 17 *fallax* rotnervig, 9 *biennis* rotnervig, 1 *punctilaeta* blaß-rotnervig; Rosetten blieben 6 *velutina*, 4 *fallax*, 9 *biennis*, die zum größten Teil im Sommer 1916 zur Blüte kamen; darunter 5 rotnervige und 2 weißnervige *biennis*. Von denselben Samen wurde 1916 wieder eine Probe gesät, davon keimten 46, ungekeimt blieben 18 größere Samen, alle taub. Es blühten einjährig: *velutina* weißnervig 12

darunter ein Zwerg, *velutina* rotnervig 12, *fallax* rotnervig 14, darunter eine „*oblonga*“, *biennis* rotnervig 5, *punctilata* weißnervig 1; Rosette mit schwachen nicht blühenden Seitentrieben blieb 1 weißnerviges Individuum vom *biennis*-Typus. Zusammen wurden also erzogen 114 *velutina*, 35 *fallax*, 24 *biennis*, 2 *punctilata*. — *O. biennis* II 1 \times (*Lamarckiana* \times *biennis*) H.-N. F₃ zweijährig 16, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 68 Samen, nicht gekeimt 12 größere Samen, davon 2 mit Embryo, 10 taub. Es blühten 55 Pflanzen, davon *velutina* weißnervig 27, *velutina* rotnervig 19, *fallax* rotnervig 9; als Mutante trat ein *velutina*-ähnliches sehr spät schießendes Individuum auf mit sehr schmalen, fein gezähnten, glänzend dunkelgrünen, erst schwach rotnervigen, dann weißnervigen Blättern, mit fein getupftem, dicht abstehend behaartem Stengel; *biennis* und *punctilata* fehlten.

O. biennis \times (*rubrinervis* \times *biennis*) *fallax*. Es entstehen zur Hauptsache dieselben Formen wie bei Verwendung der *fallax* aus *Lamarckiana*, nämlich rot- und weißnervige *velutina*, und zwar von der dunkelgrünen schmalblättrigen Form, rotnervige *biennis* (110 cm hoch), rotnervige *fallax*; *punctilata* ist noch nicht beobachtet worden.

Zahlen für *O. biennis* II 3 \times (*rubrinervis* I 2 \times *biennis* I 1) *fallax* 1, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 43 Samen, nicht gekeimt 27, alle taub. Die Keimlinge teilweise schwächlich und krüppelhaft, wohl weil die Samen nicht genügend ausgereift waren. Es blühten 27 Pflanzen, davon 15 *biennis* rotnervig, 6 *velutina* rotnervig, 5 *velutina* weißnervig, 1 *fallax* rotnervig.

O. biennis \times (*rubrinervis* \times *biennis*) *subfallax*. Die schmalblättrige *velutina* der vorhergehenden Kreuzung ist durch die breitblättrige, fast grünelchige *subvelutina* ersetzt, die *fallax* durch *subfallax*, *biennis* tritt ebenso auf wie dort, außerdem ist ein *laeta*-artiges Individuum gefunden worden, mit hoch aufwachsendem, ungetupftem Stengel, grünem Kelch, roten Kelchspitzen, weißnervigen Blättern, ziemlich kurzen Griffeln, Blüten etwa von der Größe der *biennis*.

Zahlen für *O. biennis* II 3 \times (*rubrinervis* I 2 \times *biennis* I 1) *subfallax* 2, Samen 1915 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 32 Samen, nicht gekeimt 23, alle taub. Es blühten 27 Pflanzen, davon 3 *biennis* rotnervig, 6 *subvelutina* rotnervig, 12 *subvelutina* weißnervig, 5 *subfallax* rotnervig, 1 „*laeta*“ weißnervig.

O. (Lamarckiana \times *biennis*) *fallax* \times *Lamarckiana*. Samen zu 31% keimhaltig. Wie de Vries angibt (1913, S. 162), werden die Merkmale der *biennis* zur Hauptsache ausgeschaltet und es entsteht *Lamarckiana*, doch teilweise mit kleinen Blüten und kurzen Griffeln. Ich stellte die Kreuzung her, um den Rotnervenfaktor der *biennis* auf weißnervige *Lamarckiana* zu übertragen und erhielt tatsächlich unter anderen Formen großblütige rotnervige *Lamarckiana*. Es traten Rot- und Weißnerven auf, von denen die Rotnerven weniger buckliges Laub hatten, wie es auch Heribert-Nilsson von seinen Rotnerven beschreibt: Stengelhöhe bis 145 cm. Nach der Blütengröße waren

mindestens zwei Typen zu unterscheiden, der eine mit (am 16. August) 45 mm langen Kronblättern, langen Griffeln, stark gefärbtem schlankem Kelch, der andere mit 35 mm langer Krone, kürzerem Griffel, schwächer gefärbtem, ziemlich plumpem Kelch. Die Rotfärbung des Kelchs war bei den Rotnerven stärker als bei den Weißnerven, fast ganz kupferfarben war der Kelch bei den großblütigen Rotnerven. Nach der Höhe der Fruchtfähren zeigten auch die kleinblütigen Individuen den Typus der *Lamarekiana*, nur ein kleinblütiger Rotnerv hatte kürzere dichtere Fruchtfähren und war recht *fallax*-ähnlich, auch nur 1 m hoch. In einem einzigen Individuum trat eine ganz *laeta*-artige Form auf, ohne Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten, hoch und schlank, rotnervig, mit langen Griffeln, grünen Kelchen und Früchten, doch pollenreichen Antheren. Als Mutanten fanden sich zwei verkrüppelte, reich verzweigte Individuen mit kleinen, dicklichen rotnervigen Blättern, kleinen Blüten, rot getupftem Stengel.

Zahlen für *O. (Lamarekiana*-weißnervig \times *biennis*) H.-N. *fallax* F₃ 1 \times *Lamarekiana* H.-N. weißnervig A 11: Gekeimt 47 Samen, nicht gekeimt 69, alle taub. Es blühten 45 Individuen, davon *Lamarekiana* weißnervig 26, rotnervig 16, *laeta* rotnervig 1, rotnervige Zwerge 2; zusammen 26 Weiß- und 19 Rotnerven.

Wenn die schwedische rotnervige *O. Lamarekiana*, wie ich glaube, einer Kreuzung von *Lamarekiana* und *biennis* ihre Entstehung verdankt, so sind gewisse Eigentümlichkeiten, die nach Heribert-Nilsson die rotnervigen von den weißnervigen Typen unterscheiden¹⁾, leicht verständlich. Die größere Fruchtlänge der Rotnerven wird ein Erbstück der *O. biennis* sein, denn die Früchte der *O. biennis* sind schlanker als die der *O. Lamarekiana*, und die Früchte der *fallax* stehen zwischen denen der beiden Eltern. Die rein grüne Farbe des Laubes der Rotnerven gegenüber dem graulichen Grün der Weißnerven ist ebenfalls bei *O. biennis* und bei dem Bastard *fallax* vorzufinden.

b) Iterative Kreuzungen.

O. biennis \times (*biennis* \times *Lamarekiana*) *laeta*. Samen zu 61—63% keimhaltig (bei weißnerviger *laeta*). Nach de Vries entsteht *laeta* (1913, S. 138). Bei Verwendung einer weißnervigen *laeta* erhielt ich eine durchaus einförmige weißnervige Nachkommenschaft, die ganz und gar den *laeta*-Typus trug (Fig. 44) und fast noch höher wuchs (zweijährig bis 220 cm) als die ursprüngliche *laeta*.

¹⁾ Heribert-Nilsson 1912, S. 103; 1915, S. 37.

Zahlen für *O. biennis* 11 \times (*biennis* \times *Lamarckiana* X) *lacta* weißnervig 6. Samen 1914 gewonnen, 1915 gesät: Gekeimt 134 Samen, nicht gekeimt 84, alle ohne Embryo. Es blühten 1915 einjährig 84 Stück, 1916 zweijährig 35 Stück, zusammen 119.



Fig. 44. Rechts weißnervige *lacta* aus *O. biennis* \times (*biennis* \times *Lamarckiana* X) *lacta*-weißnervig, links rotnervige großblütige *velutina* aus *O. biennis* \times (*biennis* \times *Lamarckiana* X) *velutina*-rotnervig. Beide zweijährig; 30. 7. 16. An der *velutina* fallen die großen Brakteen auf, im übrigen sind die beiden Formen durch dieselben Charaktere unterschieden wie die Zwillinge in der F_1 der ursprünglichen Kreuzung. Die Dichte der Fruchtsände ist nicht charakteristisch für die iterativen Kreuzungen, sondern rührt davon her, daß die Individuen zweijährig gewachsen waren.

O. biennis \times (*biennis* \times *Lamarckiana*) *velutina*. Samen zu 43% keimhaltig (bei rotnerviger *velutina*). Nach de Vries entsteht *velutina* bei Verwendung von (*muricata* \times *Lamarckiana*) *velutina* (1913, S. 138).

Ich erhielt mit dem Pollen einer rotnervigen *velutina* lauter ausgesprochene *velutina* (Fig. 44), und zwar rot- und weißnervig mit unscharfer Grenze zwischen den schwächer rotnervigen und den weißnervigen Individuen. Der Wuchs war meist etwas niedriger als bei der ursprünglichen *velutina* (zweijährig bis 130 cm hoch), der Habitus etwas verschieden, vor allem die Verzweigung stärker, die roten Haarpolster mitunter recht spärlich. Die Rotnerven hatten größere tiefgelbe Kronen



Fig. 45. *O. (Lamarckiana x biennis) fallax* F₈ rotnervig von Her.-Nilss. \times *biennis*, einjährig, beim Beginn der Blüte, 11. 7. 16. Typische *fallax*.
Blüten so groß wie bei der F₁ von *fallax*.

und breit rotstreifige Kelche, die Weißnerven waren schwächer verzweigt und hatten kleinere hellgelbe Kronen und schwach gefärbte Kelche.

Zahlen für *O. biennis* I1 \times (*biennis* \times *Lamarckiana* X) *velutina* rotnervig 1, Samen 1914 gewonnen, 1915 gesät: Gekeimt 119 Samen, nicht gekeimt 42, davon 41 taub, 1 mit Embryo. Es blühten 1915 einjährig 61 Rotnerven und 20 Weißnerven, 1916 zweijährig 6 Rotnerven und 1 Weißnerv, zusammen 88 Pflanzen.

O. biennis \times (*biennis* \times *Lamarckiana*) *fallax*. Samen zu 62—69% keimhaltig. Es entstehen dieselben Formen wie bei Verwendung der auf dem reziproken Weg gewonnenen *fallax*: rotnervige *biennis*, rot-

und weißnervige *velutina*, rotnervige *fallax*, weißnervige *punctilacta*, die in allen Stücken der oben beschriebenen Form gleicht; weißnervige *biennis* ist noch nicht gefunden worden.

Zahlen für *O. biennis* II 5 \times (*biennis* I 1 \times *Lamarckiana* H.-N. B I rotnervig 1) *fallax* 1, Samen gewonnen 1915, gesät 1916: Gekeimt 37 Samen, nicht gekeimt 32, alle taub; Keimlinge größtenteils schwach, weil die Samen schlecht ausgereift. Es blühten 27 Pflanzen, davon 16 *biennis* rotnervig, 3 *velutina* weißnervig, 3 *velutina* rotnervig, 4 *fallax* rotnervig, 1 *punctilacta* weißnervig.

O. (Lamarckiana \times biennis) fallax \times biennis. Samen zu 47—59% keimhaltig. Es entsteht nur *fallax* (Fig. 45), ebenso wie bei Verwendung der auf dem reziproken Weg gewonnenen *fallax*. Der Stengel wird 1 m hoch, die Blätter sind tief rotnervig, die Fruchtfähren kurz und dicht. Nach den Blüten scheinen zwei transgredierende Typen vorzukommen, der eine mit etwas größerer Krone und stärker rotstreifigem Kelch als der andere. — Bis auf ein schmalblättriges weit abweichendes Individuum war die Saat recht gleichförmig.

Zahlen für *O. (Lamarckiana \times biennis) H.-N. fallax F₃ 1 \times biennis I 1, Samen gewonnen 1914, gesät 1916: Gekeimt 88 Samen, nicht gekeimt 114, alle taub, 25 sehr klein. Es blühten 80 Pflanzen, davon 79 typische *fallax*, 1 eine schmalblättrige Mutante.*

O. (biennis \times Lamarckiana) laeta \times Lamarckiana. Samen zu 58% keimhaltig. Nach de Vries entstehen *laeta* und *velutina*: „unter den *laeta* kommen jedoch mehrfach abweichende Exemplare vor, welche sich der *Lamarckiana* mehr nähern“ (1913, S. 134). Mein Befund ist derselbe, doch handelt es sich zweifellos um das Auftreten typischer *Lamarckiana* neben *laeta* und *velutina*. Die *Lamarckiana*-Individuen sind durch die roten Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten und durch die roten Streifen an den Kelchen und Früchten von der anthokyanfreien *laeta* weit verschieden; ihre Höhe beträgt bis 135 cm. Alle drei Formen kommen in zwei Typen vor, mit großen und kleinen Blüten: die großen Blüten entsprechen in den Maßen denen der *Lamarckiana* (Länge der Kronblätter etwa 45 mm) und sind langgriffelig, die kleineren haben dieselben Maße wie die der primären Zwillinge (etwa 35 mm) und besitzen ziemlich kurze Griffel. Die kleinblütigen Individuen von *laeta* und *velutina* haben steil aufsteigende, die großblütigen weit ausladende Grundäste. Besonders auffallend ist die großblütige *velutina* (Fig. 46), die dunkelgelbe Kronen, lange *Lamarckiana*-artige Griffel und kräftig rotstreifige Kelche besitzt und höher wird (150 cm) als die kleinblütige *velutina* (130 cm). Die großblütige *laeta* hat sehr lange Griffel und wächst sehr hoch auf, bis 165 cm.

Zahlen für *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* weißnervig 6 \times *Lamarckiana* Vries I 2, Samen gewonnen 1914, gesät 1916: Gekeimt 96 Samen, nicht gekeimt 58, davon 57 taub, 10 sehr klein, 1 mit Embryo. Schon in den Keimschalen fällt auf, daß die *velutina* teilweise nicht typisch ist, kleinere Blätter hat als sonst. Es blühten



Fig. 46. Links großblütige langgrifflige, rechts kleinblütige kurzgrifflige *velutina* aus *O. (biennis × Lamarckiana) laeta*-weißnervig \times *Lamarckiana* de Vries. Beide einjährig. 29. 7. 16.

91 Pflanzen, davon 41 *laeta*, und zwar 19 großblütig, 22 kleinblütig, 23 *velutina*, und zwar 11 großblütig, 12 kleinblütig, 27 *Lamarckiana*, und zwar 15 großblütig, 12 kleinblütig; im ganzen 45 groß- und 46 kleinblütig, alle weißnervig.

4. Kreuzungen von Zwillingbastarden miteinander.

O. (biennis × Lamarckiana) laeta × (biennis × Lamarckiana) velutina. Samen zu 68—75% keimhaltig. Nach de Vries (1913, S. 142)

entstehen *laeta* und *velutina*, und zwar ist „die *Velutina* stets einförmig, die *Lacta* oft zum Teil mehr der *Lamarckiana* selbst ähnlich“. Bei mir trat keine *laeta* auf, sondern zur Hauptsache *Lamarckiana* und daneben *velutina*. Die *velutina* war in der Blütengröße mindestens zweiförmig wie in der vorstehenden Kreuzung, die kleinblütige Form 110, die großblütige 140 cm hoch; die *Lamarckiana* dreiförmig, am 15. August mit 42, 34 und 24 mm langen Kronblättern, in der Anthokyanbildung am



Fig. 47. Links kleinblütige, kurzgriffliche, rechts großblütige langgriffliche *Lamarckiana* aus *O. (biennis* \times *Lamarckiana* \times) *velutina* \times (*biennis* \times *Lamarckiana* \times) *laeta*. Beide einjährig. 31. 7. 16.

Kelch verschieden, aber immer zweifellos *Lamarckiana* und nicht *laeta*, bis 160 cm hoch.

Zahlen für *O. (biennis* \times *Lamarckiana* \times) *laeta* weißnervig 1 \times (*bien.* \times *Lam.* \times) *velutina* weißnervig 2, Samen 1914 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 68 Samen, nicht gekeimt 20, davon 3 mit Embryo, 17 taub. Die *velutina* schon in den Keimshalen als teilweise nicht typisch zu erkennen. Es blühten 58 Pflanzen, davon 46 *Lamarckiana*, 12 *velutina*, alle weißnervig.

O. (biennis \times *Lamarckiana*) *velutina* \times (*bien.* \times *Lam.*) *laeta*. Samen zu 88—91% keimhaltig. Nach de Vries entsteht *laeta*, doch ist sie „teils reine *laeta*, teils mehr der *Lamarckiana* ähnlich“ (1913, S. 143).

Ich finde zur Hauptsache unzweifelhafte *Lamarckiana* (Fig. 47) und daneben *laeta* (Fig. 48), beide in drei besonders nach der Blütengröße verschiedenen Formen, wobei die großen Blüten längere Griffel und bei *Lamarckiana* auch stärkere Rotstreifung des Kelches besitzen. Bei der



Fig. 48. Links kleinblütige kurzgriffelige, rechts großblütige langgriffelige *laeta* aus *O. (biennis* \times *Lamarckiana* \times) *velutina* \times *O. (biennis* \times *Lamarckiana* \times) *laeta*. Beide einjährig. Als *laeta* sind die Individuen in der Photographie vor allem zu erkennen an den welligen gedrehten Brakteen und an den lockeren Infloreszenzen. Anfang August 1916.

Lamarckiana sind die Extreme der Kronenlänge zu Beginn der Blüte 50 und 30 mm, am 15. August 40 und 24 mm: die Knospen der großen Blüten sind schlank wie bei der Mutterart *Lamarckiana*, die der kleinen viel plumper; die Stengel sind bis 140 cm hoch. Bei der *laeta* wurden

45 und 28 mm lange Kronen gemessen, am 15. August drei Größen, nämlich 45, 35 und 27 mm, die Stengel bis 150 cm hoch. — Als Abweicher wurden beobachtet: ein Individuum vom *Lamarckiana*-Typus, mit sehr kleinen Blüten, kurzen und dicken, abstehend behaarten Blütenknospen, sehr schwach rotgestreiftem Kelch, kurzem Griffel, krausen Deckblättern, kurzen dicken Früchten: ein schlankes, sehr hoch aufwachsendes (über 170 cm erreichendes) wenig verzweigtes Individuum, mit schmalen glänzenden Blättern, wenig behaart, am Stengel nur spärlich rot getupft, mit sehr langer schlanker lockerer Fruchtlähre, grünen Früchten, zwischen den Blütenknospen tief rot gefärbter Achse (*velutina*-Merkmal!).

Zahlen für *O. (biennis* \times *Lamarckiana* X) *velutina* weißnervig 1 \times (*biennis* \times *Lamarckiana* X) *lacta* weißnervig 2, Samen 1914 gewonnen, 1916 gesät: Gekeimt 71 Samen, viele mit schlechter Wurzel, nicht gekeimt 6, davon 1 mit Embryo, 5 taub. Es blühten 48 *Lamarckiana*, meist kleinblütig, 10 *lacta*, davon 6 klein- und 4 großblütig, und die zwei Abweicher; alle weißnervig.

Mein Befund für die Kreuzungen zwischen den beiden Zwillingen ist also: Wenn *lacta* und *velutina* gekreuzt werden, besteht die Nachkommenschaft zur Hauptsache aus *Lamarckiana*. Daneben tritt in geringerer Zahl die Zwillingsform auf, die als Vater verwendet wurde.

VIII. Allgemeine Erfahrungen über die Vererbungserscheinungen.

1. Die Zahlenverhältnisse.

Fürs erste muß das wenig erfreuliche Bekenntnis ausgesprochen werden, daß die Zahlenverhältnisse, die bei den als Mendelspaltung aufgefaßten Erscheinungen der Zwillingbildung auftreten, durchaus inkonstant sind. Die einzige Kreuzung, die ich mehrmals ausgeführt habe, ist die zwischen *O. biennis* ♀ und *O. Lamarckiana* ♂. Schon de Vries teilt mit, daß die hier entstehenden Zwillinge *lacta* und *velutina* in ziemlich wechselndem Zahlenverhältnis erscheinen: die *lacta*-Individuen machten in seinen Versuchen 27—66% der Nachkommenschaft aus (vergl. z. B. die Übersicht 1913, S. 288). Weil de Vries nicht kontrolliert hat, ob sämtliche voll entwickelten Samen auch wirklich zur Keimung kamen, sind seine Zahlen nicht recht verwertbar, aber in meinen eigenen Kulturen, in denen diese Kontrolle durchgeführt wurde, ist der Prozentgehalt an *lacta* ebenso variabel. Allerdings sind nicht alle gekeimten

Samen bis zur Blüte gekommen, wie in den allermeisten Fällen, so daß die Zahlen noch weit davon entfernt sind wirklich zuverlässig zu sein. Die oben (S. 181/2) mitgeteilten Zahlen sind in der folgenden Tabelle unter a—f zusammengestellt, zunächst unter Übergehung der *fallax*; g bezieht sich auf *muricata* \times *Lamarckiana*.

Kreuzung	a	b	c	d	e	f	g
Zahl der <i>laeta</i> -Individuen . . .	21	27	17	7	51	20	19
Zahl der <i>velutina</i> -Individuen . .	19	32	44	27	19	98	51
<i>laeta</i> in %	52	46	28	21	73	17	27

Es dürfte schwer sein, für die *laeta-velutina*-Spaltung eine andere theoretische Deutung zu geben als eine solche, bei der die Zwillinge zunächst in gleicher Zahl zu erwarten wären. Tatsächlich schlägt der Prozentsatz an *laeta* nach beiden Seiten weit über 50% hinaus, ebenso wie bei de Vries. Zahlreiche andere Kreuzungen, die de Vries ausgeführt hat, haben zu demselben Ergebnis einer großen Variabilität der Zahlenverhältnisse geführt (vergl. z. B. die schon zitierte Übersicht 1913, S. 288); besonders überraschend sind seine Erfahrungen bei der Kreuzung *O. Lamarckiana* \times *nanella*, bei der der Prozentsatz der neben den hochwüchsigen *Lamarckiana*-Individuen auftretenden Zwerge sich zwischen 1 und 94% bewegt. Bei den älteren, in der Mutationstheorie mitgeteilten Versuchen war der höchste Gehalt an *nanella* 48%. Vor kurzem hat de Vries¹⁾ aber berichtet, daß der Gehalt an Zwergen weit über 50%, bis auf 94%, gesteigert werden kann, wenn man sehr kräftige, zweijährige Individuen beider Arten zu den Bestäubungen verwendet. Streng genommen ist das Resultat wegen der Unterlassung der Kontrolle der Samenkeimung eigentlich nicht diskutabel, aber zufällig steht mir ein ungefähr vergleichbarer Versuch zur Verfügung, gegen den dieser Einwand nicht erhoben werden kann. Im Sommer 1915 habe ich ein einjähriges Individuum von *O. biennis* (e der obigen Tabelle) mit dem Pollen einer einjährigen *O. Lamarckiana*, und eine zweite einjährige *O. biennis* (d der Tabelle) mit dem Pollen einer zweijährigen *O. Lamarckiana* bestäubt. Im ersten Fall bekam ich 51 *laeta*, 19 *velutina* und 1 *fallax*, im zweiten 7 *laeta*, 27 *velutina* und 12 *fallax*. Ob diese

¹⁾ „Über amphikline Bastarde“, 1915, S. 465.

Unterschiede im züchterischen Verhalten mit dem ein- bzw. zweijährigen Zustand etwas zu tun haben, ist aber vorläufig unklar, solange nicht ein und dasselbe Individuum im ein- und im zweijährigen Zustand verwendet wird: eine solche Prüfung ist wenigstens für *O. biennis* leicht möglich, weil hier häufig basale Seitensprosse als Rosetten über den Winter am Leben bleiben. Es könnte ja ganz wohl sein, daß die beobachteten Verschiedenheiten individueller Art sind, daß z. B. das Verhältnis zwischen *laeta* und *velutina* für ein und dasselbe pollenliefernde *Lamarckiana*-Individuum zwischen gewissen Grenzen fest und von Individuum zu Individuum verschieden ist. Dafür scheint zu sprechen, daß in den Versuchen d und g, zu denen derselbe Vater *O. Lamarckiana* H.-N. A I 31 verwendet wurde, der Prozentgehalt an *laeta* ziemlich ähnlich ist (21% bei *biennis* als Mutter, 27 bei *muricata*). Für wahrscheinlicher freilich halte ich es, daß schon bei getrennter Aussaat der Samen einzelner gleich behandelter Früchte derselben Pflanze das Zahlenverhältnis zwischen den Zwillingen ähnlich variabel gefunden wird wie das zwischen gesunden und tauben Samen¹⁾. Vielleicht kommt der physiologischen Ungleichartigkeit verschiedener Pollentypen dabei eine wesentliche Bedeutung zu: das läßt sich natürlich leicht prüfen durch Vergleichung solcher Kreuzungen, in denen gleichartige Eizellen mit ungleichartigem Pollen verbunden werden, mit anderen Verbindungen, in denen die Eizellen verschiedenen Typen angehören und der Pollen einen einzigen Typus darstellt. Vorläufig müssen wir uns mit der einfachen Feststellung begnügen, daß die Zahlenverhältnisse zwischen den sichtbar werdenden Biotypen sehr variabel sind, sogar noch variabler als das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen, und wir haben daraus den Schluß zu ziehen, daß wir bei geringer Anzahl der Einzelversuche bei einer und derselben Kreuzung — meistens ist die Verbindung zweier Sippen überhaupt nur ein einziges Mal hergestellt worden — auf die Zahlenverhältnisse gar keinen Wert legen dürfen. Von den Zahlen wird deshalb bei der Besprechung der Züchtungsergebnisse im allgemeinen nicht die Rede sein. Auch die eingehenden Diskussionen, die Heribert-Nilsson an die in seinen Kulturen beobachteten Zahlenverhältnisse knüpft, dürften bedauer-

¹⁾ Für die Kreuzung *O. Lamarckiana* \times *nanella* hat de Vries (1915, S. 465) den Versuch schon gemacht, wobei der Gehalt an Zwergen sich bei Früchten desselben *Lamarckiana*-Individuum als stark schwankend erwies. Leider war er gezwungen den Pollen von mehreren *nanella*-Exemplaren zu verwenden.

licherweise durch unsere Erfahrungen an Wert beträchtlich verlieren, um so mehr als die Keimung der Samen nicht kontrolliert ist.

Über einfache Mendelsche Zahlenverhältnisse bei der Spaltung nach der Blütengröße und nach der Blattnervenfarbe vergleiche die nächsten Abschnitte.

2. Die Vererbung der Blütengröße.

Werden zwei *Oenothera*-Arten von verschiedener Blütengröße gekreuzt, so ist dieser Charakter in der ersten Bastardgeneration intermediär. Die Blütengröße ist für die ganze F_1 gleichförmig, falls diese einen einzigen Typus darstellt, wie z. B. *O. (biennis × muricata)* oder *O. (Lamarckiana × biennis) fallax*. Sind mehrere Typen vorhanden, so kann die Blütengröße innerhalb der F_1 verschieden sein; so hat aus der Kreuzung *O. biennis × suaveolens* der Zwilling *suavis* größere Blüten als der Zwilling *flava*. Innerhalb jedes Typus ist die Blütengröße wieder konstant. Gleich groß sind die Blüten der Drillinge *laeta*, *velutina* und *fallax* aus *O. biennis × Lamarckiana*. — Wenn de Vries (1913, S. 119, 127) die Größe der Blumenkronen bei *laeta* und bei *velutina* in F_1 sehr wechselnd fand, so rührte das wahrscheinlich von der verwendeten *O. Lamarckiana* her, die vielleicht aus irgendwelchen Kreuzungen herausgespalten war und auch bei Selbstbestäubung verschiedene Blütengrößen hervorgebracht hätte.

In der F_2 -Generation tritt allgemein Spaltung nach der Blütengröße ein. In den etwas genauer untersuchten Fällen ließen sich meist drei Typen unterscheiden, wobei der mittlere Typus die Blütengröße der F_1 wiederholt, die beiden anderen ungefähr zu den Eltern zurückkehren: so bei den *fallax*-Formen. Es ist aber doch fraglich, ob zwischen *O. Lamarckiana* und *biennis* und zwischen *biennis* und *muricata* jeweils ein einziger mendelnder Unterschied in bezug auf die Blütengröße tätig ist.

Wenn zwei nah verwandte Bastarde, wie die Zwillinge *laeta* und *velutina* aus *O. biennis × Lamarckiana*, miteinander gekreuzt werden, so sind die Verhältnisse der Faktoren für die Blütengröße wohl nicht anders als bei der Selbstbefruchtung jedes Bastards. Es ist also zu verstehen, daß auch hier drei Blütengrößen sichtbar werden: die der *biennis*, die der *Lamarckiana*, und die intermediäre der primären Bastarde.

Wird die F_1 eines Bastardes mit einem der Eltern rückgekreuzt, so ist die Blütengröße in der Nachkommenschaft ebenfalls meist wechselnd. Geringe Unterschiede in der Blütengröße waren vorhanden bei der *velutina* aus *O. biennis × (biennis × Lamarckiana) velutina*, bei der *fallax*

aus *fallax* \times *biennis*, bei der *biennis* aus *O. (biennis* \times *muricata)* \times *biennis*: hier tritt immer die Blütengröße der *biennis* neben der des primären Bastardes auf. Beträchtliche Differenzen wurden sichtbar bei der Kreuzung der Zwillinge aus *O. biennis* \times *Lamarckiana* mit *O. Lamarckiana*; zwischen der Blütengröße der *Lamarckiana* und der der primären Zwillinge ist eben noch ein bedeutender Unterschied. Ganz einförmig schien auffallenderweise die *biennis* aus *O. (biennis* \times *Lamarckiana)* *laeta* \times *biennis* und aus *velutina* \times *biennis*.

Wo in den Kreuzungen der *O. Lamarckiana* mit ihren Bastarden aus *O. biennis* ♀ die Exemplare nach der Blütengröße ausgezählt wurden, ergab sich das glatte Mendelsche Verhältnis 1:1. Es waren bei *Lamarckiana* \times *laeta* 40 groß- und 41 kleinblütige, bei *Lamarckiana* \times *velutina* 24 groß- und 22 kleinblütige, bei *laeta* \times *Lamarckiana* 45 groß- und 46 kleinblütige Individuen.

Die dritte Bastardgeneration habe ich bis jetzt nur von *O. (biennis* \times *Lamarckiana)* *laeta* und *velutina* erzogen, und zwar in beiden Fällen aus einem kleinblütigen Individuum. Die F_3 erwies sich dabei vollkommen gleichförmig; das Ergebnis ist am leichtesten verständlich unter der Annahme, daß die betr. F_2 -Individuen im Blütengrößenfaktor schon homozygotisch geworden waren. Auch de Vries teilt mit, daß die klein- und großblütigen Typen seiner Bastarde in späteren Generationen rein weiterzüchten (1913, S. 119, 127). Ob Typen von mittlerer Blütengröße dort, wo sie in der F_2 vorkommen, dauernd weiterspalteten, bleibt zu prüfen. — Über die Konstanz der Blütentypen von Bastarden von der zweiten Generation an ist vor allem Lehmann zu vergleichen.

3. Die Vererbung der Griffellänge.

Bei Kreuzung zweier kurzgriffeliger Arten ist die F_1 kurzgriffelig. Wird die langgriffelige *O. Lamarckiana* mit einer der kurzgriffeligen Arten gekreuzt, so sind die Griffel der Bastarde kurz bis ziemlich lang. Kurz bei *O. (biennis* \times *Lamarckiana)* *velutina* und *fallax*, bei (*suaveolens* \times *Lamarckiana)* *suavi-velutina*, etwas länger bei (*biennis* \times *Lamarckiana)* *laeta*, (*suaveolens* \times *Lamarckiana)* *suavi-laeta*, mittellang bei (*muricata* \times *Lamarckiana)* *velutina* und *laeta*, (*rubrinervis* \times *biennis)* *subfallax*, ziemlich lang bei (*Lamarckiana* \times *muricata)* *gracilis*.

In der F_2 traten lange Griffel immer in Verbindung mit auffallender Blütengröße auf, bei *O. (biennis* \times *Lamarckiana)* *laeta* und bei den *fallax*-Formen sicher, wahrscheinlich auch bei *O. (biennis* \times *La-*

marckiana velutina. Die kleinblütigen F₂-Typen haben immer kurze Griffel.

Spaltung nach der Griffellänge wird auch sichtbar, wenn *laeta*, *velutina* oder *fallax* mit *Lamarckiana* und wenn *laeta* und *velutina* miteinander verbunden werden. Wieder sind es die größten Blüten, die die längsten Griffel haben. Es besteht also feste Korrelation zwischen den beiden Charakteren, wie sie East (1913) bei *Nicotiana*-Bastarden gefunden hat.

In der F₃ der *laeta* und der *velutina* war die Griffellänge konstant.

4. Die Vererbung der Anthokyanbildung.

a) Die Farbe der Blattnerven.

Heribert-Nilsson hat darauf hingewiesen, daß *O. Lamarckiana* in weißnervigen und rotnervigen Formen vorkommt, von denen die rotnervigen dauernd weißnervige Individuen abspalten, also in der Nervenfarbe immer heterozygotisch sind. Die Mutante *rubrinervis* hat ihren Namen wohl davon bekommen, daß die zuerst gefundenen Exemplare rote Nerven besaßen; doch sagt de Vries schon in der Mutations-theorie Bd. I, S. 161 „mit meist roten Blattnerven“, es waren also schon damals Weißnerven abgespalten worden. Das *rubrinervis*-Material, das ich von ihm erhielt, war, von der zart rötlichen Färbung der Mittelnerven an den unteren Stengelblättern abgesehen, durchaus weißnervig, wie die von ihm jetzt gezüchtete Rasse der Stammform, desgleichen die Mutanten *gigas* und *nanella*. Noch Honing hat 1911 rotnervige *O. rubrinervis* und rot- und weißnervige *O. Lamarckiana* aus dem Amsterdamer Garten erhalten (1911, Tab. XVI, S. 261). — Weißnervig ist weiter *O. suaveolens*. Immer rotnervig sind *O. biennis* und *muricata*-Venedig; Abspaltung von Weißnerven ist nicht beobachtet.

Werden zwei weißnervige Arten gekreuzt, also *O. Lamarckiana* und *suaveolens*, *Lamarckiana* und *rubrinervis*, so ist die Nachkommenschaft in allen Typen weißnervig. Wird weißnervige *O. Lamarckiana* mit der rotnervigen *O. muricata* gekreuzt, so sind die Zwillinge *O. (muricata × Lamarckiana) laeta* und *velutina* intensiv rotnervig, *O. (Lamarckiana × muricata) gracilis* dagegen hat nur schwach rosenrote Nerven. Von den Bastarden zwischen *O. Lamarckiana*-weißnervig und der rotnervigen *O. biennis* sind *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* und *velutina* weißnervig (die *velutina* hat nur an den unteren Stengelblättern blaßrote Nerven), die *fallax* ist immer tiefrotnervig, einer-

lei ob *O. biennis* Vater oder Mutter ist. Ebenso verhalten sich die Bastarde zwischen *O. rubrinervis* und *O. biennis*: die *velutina* und die *subvelutina* sind weißnervig, die *fallax* und die *subfallax* sind tief rotnervig. *O. (suaveolens × biennis) redempta* und *flava* sind rotnervig. *O. (biennis × suaveolens) suavis* ist weißnervig, die zugehörige *flava* ist rotnervig wie die auf dem reziproken Weg gewonnene *flava*. *O. muricata × biennis* ist rotnervig, *O. biennis × muricata* dagegen weißnervig, trotzdem beide Eltern rote Nerven besitzen. Bastarde von *O. muricata* ♀ sind also immer rotnervig, von *muricata* ♂ sind weißnervig oder höchstens blaß rotnervig, von *biennis* ♂ immer rotnervig, von *biennis* ♀ weiß- oder rotnervig.

Wird rotnervige *O. Lamarckiana* zu Kreuzungen verwendet, so sind die sonst weißnervigen Bastardtypen teils weiß- teils rotnervig. Das gilt für *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* und *velutina*, für *O. (rubrinervis × Lamarckiana) Lamarckiana* und *blanda*. Die Heterozygotie der rotnervigen *O. Lamarckiana* in bezug auf die Nervenfarbe kommt also auch hier zum Vorschein. Die *fallax* aus *O. biennis × Lamarckiana*-rotnervig ist natürlich rotnervig.

Die F₂ weißnerviger Bastarde ist wieder weißnervig. Die rotnervigen Bastarde der *biennis* mit *Lamarckiana* und *rubrinervis* spalten in der F₂ meistens nach der Nervenfarbe. Das gilt für *fallax* aus *O. biennis × Lamarckiana* und reziprok, für *fallax* und *subfallax* aus *O. rubrinervis × biennis*. Der Erfolg der Kreuzung *biennis × velutina* läßt erwarten, daß auch die F₂ der rotnervigen *velutina* aus *O. biennis × Lamarckiana*-rotnervig aus Rot- und Weißnerven besteht. Dagegen ist die F₂ und F₃ der rotnervigen *laeta* aus *O. biennis × Lamarckiana* durchaus rotnervig. Dasselbe ist zu erwarten von der *redempta* (soviel wie *biennis*) aus der Kreuzung *O. suaveolens × biennis*: der zugehörige Zwillinge *flava* spaltet wieder nach der Nervenfarbe. *O. muricata × biennis* ist in späteren Generationen (F₄ und F₅) durchaus rotnervig gefunden worden: es ist wohl wahrscheinlich, daß auch in der F₂ Spaltung nach der Nervenfarbe fehlt. Das Verhältnis Rotnerven:Weißnerven war in der F₂ von *O. (rubrinervis × biennis) fallax* und *subfallax* genau 2:1: vergl. dazu oben S. 202/3. Augenscheinlich ist der Rotfaktor in allen *fallax*-Formen homozygotisch nicht realisierbar.

O. biennis × (biennis × Lamarckiana) laeta-weißnervig ist eine weißnervige *laeta*, *O. biennis × (biennis × Lamarckiana) velutina*-rotnervig ist eine teils rot- teils weißnervige *velutina* (67 rot-, 21 weißnervig). Auch die Kreuzung *O. biennis × (biennis × Lamarckiana) fallax*

liefert teils rot- teils weißnervige Formen, desgleichen *O. biennis* \times (*Lamarckiana* \times *biennis*) *fallax*. Ebenso verhalten sich die entsprechenden Kreuzungen der *fallax* und *subfallax* aus *O. rubrinervis* \times *biennis*. *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *fallax* \times *biennis* und *O. (Lamarckiana* \times *biennis*) *fallax* \times *biennis* sind rotnervige *fallax*. Kreuzungen zwischen weißnerviger *O. Lamarckiana* und den weißnervigen Zwillingen *laeta* und *velutina* aus der *biennis* liefern nur weißnervige Typen. In der Kreuzung *O. (Lamarckiana* \times *biennis*) *fallax* \times *Lamarckiana*-weißnervig treten Rot- und Weißnerven in ziemlich gleichen Zahlen (26 und 19) auf.

b) Die Färbung der Blütenkelche.

Rein grünen oder etwas ins Gelbliche spielenden Kelch haben *O. biennis* und *suaveolens*. Schwach rötlich ist der ganze Kelch, Röhre wie freie Zipfel, bei *O. muricata*. Breite rotbraune Streifen auf den Zipfeln hat der Kelch von *O. Lamarckiana*, und bis auf feine grüne Streifen am Mittelnerv und an den äußersten Rändern der Zipfel tief braunrot ist der Kelch von *O. rubrinervis*.

Grün ist der Kelch bei allen Bastarden zwischen *O. biennis* und *suaveolens*, ebenso bei *O. (biennis* \times *muricata*), dagegen leicht rot angelaufen bei *O. (muricata* \times *biennis*). Von den Bastarden der *O. Lamarckiana* haben rein grünen Kelch: *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *laeta*, *O. (suaveolens* \times *Lamarckiana*) *bienni-laeta* und *suavi-laeta*; an den späteren Blüten ist der Kelch am Grunde schwach rötlich bei *O. (muricata* \times *Lamarckiana*) *laeta*; deutlich, doch nicht sehr stark rotstreifig sind die Kelchzipfel von *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *velutina* und von *O. (suaveolens* \times *Lamarckiana*) *bienni-velutina*; sehr breit und dunkel, stärker ausgeprägt als bei *O. Lamarckiana* selbst, sind die Kelchstreifen bei *O. (Lamarckiana* \times *biennis*) *fallax* und reziprok, bei *O. (suaveolens* \times *Lamarckiana*) *suavi-velutina* und reziprok: fast wie bei *O. rubrinervis* ist das Grün zum größten Teil verdeckt an den Kelchen von *O. (muricata* \times *Lamarckiana*) *velutina*, doch ist die Farbe ein reines, ziemlich dunkles Rot; ganz rosenrot, mit Ausnahme sehr dünner grüner Streifen, ist der Kelch, auch die Röhre, bei *O. (Lamarckiana* \times *muricata*) *gracilis*. — Aus der Kreuzung *O. biennis* \times *rubrinervis* ist die *velutina* am Kelch etwa so pigmentiert wie die *velutina* aus *Lamarckiana*, die *subvelutina* hat erst an den späteren Blüten ganz leichte Färbung; die *fallax* entspricht ganz der aus *Lamarckiana*, die *subfallax* hat wieder viel weniger Anthokyan im Kelch, das erst gegen Ende der Blütezeit deutliche rote Streifen bildet.

Die Rotstreifigkeit des Kelchs ist an Rotfärbung der Blattnerven nicht gebunden, wie auch rein grüner Kelch mit Rotnervigkeit der Blätter kombiniert sein kann (*O. biennis*, *O. [biennis × Lamarckiana] laeta*-rotnervig). Tritt aber Anthokyan in den Blattnerven auf, so erscheint die Pigmentierung des Kelchs, wenn sie überhaupt vorhanden ist, gegenüber den weißnervigen Typen gesteigert. Das gilt für die Rot- und Weißnerven von *O. Lamarckiana*¹⁾, von *O. (biennis × Lamarckiana) velutina*. Entsprechend ist die *fallax* am Kelch stärker pigmentiert als die *O. Lamarckiana*; dagegen haben *fallax* und *subfallax* aus *rubrinervis*, trotzdem sie rotnervig sind, schwächer gefärbten Kelch als die weißnervige *O. rubrinervis*. Wo in der F₂ eines rotnervigen, gestreiftkelchigen Bastardes Spaltung nach der Nervenfarbe eintritt, erhalten die weißnervigen Individuen schwächere Kelchfärbung als die F₁, die rotnervigen dagegen zum Teil noch stärkere als die F₁; sehr schwach ist die Pigmentierung des Kelchs bei der *rubrinervis* in der F₂ von *O. (rubrinervis × biennis) subfallax*, soweit sie weißnervig ist. Weiter ist die Kelchfärbung, wenn Spaltung nach der Blütengröße erfolgt, stärker bei den großen Blüten als bei den kleinen; so in der F₂ von *O. (biennis × Lamarckiana) velutina*. In der zweiten Generation der *fallax*-Formen, aus *Lamarckiana* wie aus *rubrinervis*, haben deshalb die am stärksten rotgefärbten Kelche die großblütigen rotnervigen Individuen, am schwächsten gefärbt ist der Kelch der kleinblütigen Weißnerven. So sind tief kupferrot gefärbte Kelche, fast ohne Grün, gefunden worden bei großblütigen Rotnerven von *O. (biennis × Lamarckiana) fallax* F₂ und bei entsprechenden Individuen der Kreuzung *O. (Lamarckiana × biennis) fallax × Lamarckiana*.

Herausspalten ganz grünkelchiger Typen aus gefärbtkelchigen Bastarden ist nicht gefunden worden. Nur bei der Kreuzung eines solchen Bastardes mit der ebenfalls gestreiftkelchigen *O. Lamarckiana*, nämlich bei *O. (Lamarckiana × biennis) fallax × Lamarckiana* ist ein Individuum eines grünkelchigen, *laeta*-ähnlichen Typus aufgetreten.

c) Die Färbung der jungen Früchte.

Die roten Streifen auf den Früchten mittleren Alters finden sich nur kombiniert mit Färbung des Kelchs. Sie sind sehr ausgeprägt bei *O. Lamarckiana* und *rubrinervis*, schwächer bei *O. muricata*; sie fehlen bei *O. biennis* und *suaveolens* und bei deren Verbindungen. Von den

¹⁾ Heribert-Nilsson 1915, S. 39, macht dieselbe Beobachtung.

Bastarden haben leichte Streifen auf den Früchten: *O. (biennis × Lamarckiana) velutina*, *O. (suaveolens × Lamarckiana) bienni-velutina*, *O. (biennis × rubrinervis) velutina* und *subvelutina*, *O. (muricata × Lamarckiana) laeta*, *O. (Lamarckiana × muricata) gracilis* (bei der letztgenannten Form ist die Rotfärbung der Früchte besonders vergänglich, dafür färben sich die sonst grün werdenden Streifen auffallend weißlich). Stark rotgestreift sind die Früchte bei den *fallax*- und *subfallax*-Formen aus *O. Lamarckiana* und *rubrinervis*, bei *O. (muricata × Lamarckiana) velutina*, bei *O. (suaveolens × Lamarckiana) suavi-velutina* und reziprok. Die Färbung fehlt ganz bei *O. (biennis × muricata)*, *O. (biennis × Lamarckiana) laeta*, *O. (suaveolens × Lamarckiana) bienni-laeta* und *suavi-laeta*.

Durch Rotnervigkeit wird die Fruchtfärbung gesteigert. Die aus *fallax* F₂ abgespaltenen Weißnerven haben schwächere Streifen an den Früchten als die F₁ und als die Rotnerven der F₂. Ganz grünfrüchtige Formen spalten aus gestreiftrüchtigen Bastarden nicht heraus.

d) Die rote Punktierung der Stengel und Fruchtknoten.

Rote Färbung der haartragenden Höckerchen an Stengeln und Fruchtknoten ist nicht unabhängig von sonstiger Anthokyanbildung; sie findet sich nämlich nur da, wo die Kelche rotes Pigment, wenn auch nur in Spuren, besitzen. *O. (muricata × Lamarckiana) laeta* z. B. ist sehr kräftig rot punktiert, während der Kelch nur leicht rot angelauten ist. Die Blattnerven können bei roter Punktierung des Stengels ebensogut weiß wie rot sein (*O. Lamarckiana* und ihre Mutanten). — Die roten Tupfen fehlen bei *O. biennis* und *suaveolens* und ihren Verbindungen, sie sind vorhanden bei *O. muricata*, *Lamarckiana*, *rubrinervis*, *gigas*, *nanella*. In den Kreuzungen fehlen sie bei *O. (biennis × muricata)*, *O. (biennis × Lamarckiana) laeta*, *O. (suaveolens × Lamarckiana) bienni-laeta* und *suavi-laeta*; sie sind vorhanden bei *O. (muricata × biennis)*, bei *O. (muricata × Lamarckiana) laeta* und *velutina*, bei *O. (Lamarckiana × muricata) gracilis*, bei allen *velutina*-, *subvelutina*-, *fallax*- und *subfallax*-Formen der Kreuzungen von *O. biennis* und *suaveolens* mit *Lamarckiana* und *rubrinervis*. Eine Abspaltung von ungetupften Typen ist in der F₂ von getupften Bastarden nicht beobachtet worden¹⁾. Da-

¹⁾ Vielleicht nur wegen der kleinen Zahlen. Davis vermißt ungetupfte Individuen in der F₂ der Kreuzung *O. biennis × Franciscana* (1916a, S. 225), dagegen findet er eine kleine Gruppe von solchen in der F₂ der reziproken Kreuzung (S. 220).

gegen ist in der Kreuzung *O. (Lamareckiana × biennis) fallax × Lamareckiana* ein Exemplar einer ungetupften *laeta*-Form aufgetreten. Eine getupfte *laeta*-artige Form „*punctilaela*“ kommt in den Kreuzungen *biennis × (Lamareckiana × biennis) fallax* und *biennis × (biennis × Lamareckiana) fallax* als seltener Typus vor, der in den unteren Teilen der Infloreszenz ganz grüne, weiter oben sehr schwach rotstreifige Kelche besitzt.

e) Die Färbung der Blumenkronen.

Ohne farbige Darstellung oder Bezugnahme auf eine bestimmte Farbenskala läßt sich über die Schattierungen des Gelb in den *Oenothera*-Blüten nicht viel reden. Am reinsten schwefelgelb sind die Kronen der *O. suaveolens*, etwas rötlicher die von *O. Lamareckiana* und *biennis*, auch die im übrigen recht blassen Kronen der *O. muricata*, besonders tief gelb mit deutlichem Stich ins Rötliche die Blüten der *O. rubrinervis*. Unter den Bastarden hat die blassesten Blüten *O. (biennis × suaveolens) flava* und reziprok. Eine deutliche Beziehung besteht zwischen der Färbung des Kelchs und der der Krone, insofern als die Krone tiefer gelb gefärbt ist, wenn der Kelch rote Streifen besitzt: für *O. rubrinervis* weist schon de Vries (1913, S. 191) darauf hin, daß die tiefe Kronenfärbung auf einem Gehalt an dem in den Kelchblättern so reichlich vorhandenen Anthokyan beruhen dürfte. Von den Drillingen aus *O. biennis × Lamareckiana* hat die grünelchige *laeta* die blasseste, rein gelbe Krone, die *velutina* mit ihrem leicht gestreiften Kelch dunklere, und noch tiefer gefärbte die auch sonst an Anthokyan sehr reiche *fallax*: die *bienni-laeta* und *bienni-velutina* aus *suaveolens × Lamareckiana* verhalten sich wie die Zwillinge aus *O. biennis*, auch die *suavi-laeta* aus derselben Kreuzung ist blasser als die *suavi-velutina*. Ebenso hat die fast grünelchige *subfallax* aus *O. rubrinervis × biennis* und reziprok viel blässere Krone als die *fallax*, die *subvelutina* aus *O. biennis × rubrinervis* ist blasser als die am Kelch stärker pigmentierte *velutina*.

Wo eine Spaltung nach der Quantität des Kelchpigments eintritt, spaltet die Kronenfarbe im selben Sinn. Die großblütige, am Kelch kräftig gefärbte *velutina* in der F_2 von *O. (biennis × Lamareckiana) velutina* und in den Kreuzungen *laeta × velutina* und *laeta × Lamareckiana* hat tiefgelbe, die kleinblütige, an Kelchpigment arme *velutina* blässere Kronen. Ebenso ist die Krone der aus *O. rubrinervis*

\times *biennis*) *subfallax* F₂ herausspaltenden *rubrinervis* bei den weißnervigen, am Kelch schwach gefärbten Individuen blasser als bei den mit reichlichem Kelchpigment versehenen Rotnerven.

5. Die Vererbung des Verhältnisses zwischen gesunden und tauben Samen.

Es ist an dieser Stelle nur davon zu reden, ob bei den künstlich hergestellten konstanten Bastarden der Prozentsatz der keimhaltigen Samen in den späteren Generationen derselbe bleibt wie in F₁. Meine eigenen Erfahrungen sind noch sehr spärlich. Nur von den Drillingen aus *O. biennis* \times *Lamarckiana*, von *fallax*, *laeta* und *velutina*, habe ich die Samen der F₂ untersucht und das fragliche Verhältnis ebenso gefunden wie bei F₁ (vergl. oben S. 143). Reicheres Material hat de Vries (1916b, S. 271, 272, 278) mitgeteilt: sein Befund ist derselbe wie der meine. Wo Spaltung nach der Nervenfarbe eintritt, dürften die abgespaltenen Weißnerven mitunter einen anderen Prozentsatz an gesunden Samen aufweisen als die Rotnerven, wie es bei *O. Lamarckiana* der Fall ist. Sonst ist bei den konstanten Bastardtypen augenscheinlich auch das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen zwischen denselben Grenzen konstant wie bei den Arten. Kommt dagegen auffälliger Spaltung nach den Habituscharakteren vor wie in der F₂ von *O. (rubrinervis* \times *biennis*) *subfallax*, so werden die verschiedenen F₂-Typen wohl verschiedene Samenverhältnisse aufweisen.

6. Die Vererbung der Habituscharaktere; die artunterscheidenden Merkmalskomplexe bzw. Faktorenkomplexe.

Während bei einigen der bis jetzt besprochenen untergeordneten Merkmale, nämlich in bezug auf Blütengröße samt Griffellänge und auf Rotfärbung der Blattnerven, unzweifelhafte Mendelsche Vererbung mit Spaltung in der zweiten Generation vorliegt, folgt die Vererbung der komplexen Habituscharaktere, der eigentlichen Artmerkmale, augenscheinlich anderen Gesetzen, zum mindesten was die wirklich sichtbar werdenden Phänotypen anlangt. Wir finden ja, daß die Artbastarde bei Selbstbefruchtung fast sämtlich in den wesentlichen Charakteren konstant sind; die einzige von den beschriebenen Kreuzungen, die in F₂ die eine Elterform abspaltet, ist die *subfallax* aus *O. rubrinervis* \times *biennis*. Sogar die Vererbung der Anthokyanfärbung schließt sich in der Hauptsache an das Verhalten der Habituscharaktere an; denn eine

Spaltung nach der Punktierung des Stengels und der Fruchtknoten fehlt ganz, und die Rotstreifung der Kelchblätter und der Früchte kann in der zweiten Bastardgeneration wohl bei einem Teil der Nachkommen-schaft abgeschwächt werden, ohne jedoch vollständige Auslöschung zu erfahren. Es ist allerdings im höchsten Grad wahrscheinlich, daß in den tauben Samen der Bastarde gewisse zygotische Kombinationen mit derselben Regelmäßigkeit wiederkehren wie die uns bekannten Phänotypen, und daß uns zahlreiche existierende haploide Genotypen überhaupt nicht in diploider Verbindung, auch nicht in Form tauber Samen, bekannt werden. Wir müssen also notwendig mit der Möglichkeit rechnen, daß überall in einem gewissen Maß auch nach den Habituscharakteren Spaltung eintritt, aber über die Natur der sich nicht entwickelnden Kombinationen können wir nur in verschwindend wenigen, besonders günstig liegenden Fällen Vermutungen aufstellen.

Was uns hier zu betrachten bleibt, sind also nicht Spaltungen in den späteren Bastardgenerationen, sondern die zunächst so sonderbar erscheinenden Spaltungen, die in der ersten Generation der Artkreuzungen ähnlich wie bei Rückkreuzung der Bastarde mit den Eltern auftreten, und weiter die auffällige Verschiedenheit des Ergebnisses reziproker Kreuzungen. Am genauesten sind wir bis jetzt über die Bildung der Zwillingsbastarde bei der Kreuzung der *O. Lamarckiana* mit anderen Arten unterrichtet, über die Spaltung der ersten Bastardgeneration in die Typen *laeta* und *velutina*. Auf die Theorie der labilen, mutablen Pangene, die de Vries zur Erklärung der fraglichen Erscheinungen ausgearbeitet hat (1913), möchte ich nicht wieder eingehen. Ich habe früher (1914) die Beobachtungen und Überlegungen mitgeteilt, die mich dazu zwangen eine andere Hypothese auf mendelistischer Grundlage aufzustellen, und diese Hypothese hat sich bei den Züchtungsexperimenten, die ich nach den embryologischen Untersuchungen begann, durchaus bewährt. Sie ist bei der Auswahl unter den endlosen Möglichkeiten der Kreuzungen ein nützlicher Weiser und bei der Deutung der Erscheinungen ein überall brauchbarer Schlüssel gewesen.

a) Komplexanalyse von *O. Lamarckiana*, *muricata* und *biennis*.

O. Lamarckiana ist nach der früher begründeten Auffassung ein Doppelwesen, das dauernd zwei verschiedene Typen von Keimzellen bildet. Bei Bastardierung erzeugt der eine Typus die *laeta*-, der andere die *velutina*-Formen. Die Annahme, daß *laeta* und *velutina* aus einer Kreuzung sich in einem einzigen Gen unterscheiden — S. 151 u. ff. ist

diese Annahme der Einfachheit wegen noch beibehalten worden —, hat sich nicht aufrecht erhalten lassen, als ich die Formen aus eigener Anschauung kennen lernte. Phänotypisch sind die Zwillinge jedenfalls in einer ganzen Anzahl von Merkmalen verschieden, und wenn diese Unterschiede auf gewissen, in günstigen Fällen vielleicht noch zu isolierenden Einzelfaktoren beruhen, so müssen diese unterscheidenden Gene in der *O. Lamarckiana* zu zwei in sich fest zusammenhängenden Komplexen verkoppelt sein, so daß die Art sich bei der Keimzellenbildung doch wie eine Monohybride verhält. Ein ähnlicher Vererbungsmodus liegt auch bei den anderen Arten vor, und das Studium der Anlagenkomplexe möchte ich, im Gegensatz zu Faktorenanalyse, als Komplexanalyse bezeichnen; es ist dasselbe, was de Vries, mit Beschränkung auf die heterogamen Arten, Gamolyse nennt (1913, S. 61). Für vorteilhaft halte ich es, vor allem die haploiden Genotypen, die in den Keimzellen auftretenden Komplexe von Erbanlagen, von denen sich mit der Zeit wohl allerrhand gut zu definierende, d. h. mendelnde Faktoren werden abschälen lassen, mit Namen zu belegen. Diese Namen sollen als *participium praesentis activi*, also mit der Endung *ans* oder *ens*, gebildet sein. Diploide Biotypen, die einander phänotypisch ähneln, unter Gruppennamen zusammenzufassen, wie de Vries tut, steht dann noch immer frei.

Ich nenne die beiden haploiden Anlagenkomplexe der *O. Lamarckiana* jetzt *gaudens* und *velans*¹⁾. Beide Komplexe treten sowohl in den Eizellen wie im Pollen auf: *O. Lamarckiana* ist „isogam“ (de Vries). Bei Selbstbestäubung entstehen 50% Heterozygoten, die Hälfte als *gaudens*-♀ • *velans* ♂, die andere Hälfte als *velans* ♀ • *gaudens* ♂, alle lebensfähig als *O. Lamarckiana*, und 50% Homozygoten als bald absterbende Embryonen in den taub werdenden Samen, davon die eine Hälfte vom Typus *gaudens* • *gaudens* und die andere Hälfte vom Typus *velans* • *velans*. In Wirklichkeit machen die gesunden Samen oft viel weniger als 50% aus.

Wird *O. muricata* mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* belegt, so entsteht der Bastard *laeta* dann, wenn eine *muricata*-Eizelle von

¹⁾ Der *gaudens*-Komplex liefert die *laeta*- und die *densa*-Formen (vergl. unten); mit *laeta* ist *gaudens* dem Sinn nach identisch, an *densa* erinnert das Wort im Klang. Der Komplex *velans* liefert die *velutina*-Formen, die sich durch dichte, weiche Behaarung auszeichnen; *velare* heißt nicht bloß einhüllen, sondern auch verbergen, und damit spielt das Wort auf *fallax* an (S. 176). *Fallax* weist andererseits in Klang auf die *laxa*-Formen (s. unten).

einem Pollenkorn vom Typus *gaudens* befruchtet wird, und *velutina*, wenn das befruchtende Pollenkorn den Typus *velans* repräsentiert. Beide Bastardformen sind steif aufrechte und hoch wachsende Formen. Bei der reziproken Kreuzung *O. Lamareckiana* \times *muricata* entsteht eine lebensunfähige Form, die es nur bis zur Entfaltung der blassen Kottyledonen bringt, und ein schwacher Bastardtypus mit nickenden Sproßgipfeln, der von de Vries als *gracilis* bezeichnet wird und weder mit *laeta* noch mit *velutina* Ähnlichkeit hat. Von seiten der *O. Lamareckiana* ist an der Bildung der *gracilis* wahrscheinlich der *velans*-Komplex beteiligt. Die *O. muricata* steuert aber sicher etwas ganz anderes bei als zur Bildung der *velutina*. Nun hat schon de Vries nachgewiesen, daß die Vererbungserscheinungen bei *O. muricata* und *biennis* nur verständlich werden, wenn wir annehmen, daß bei diesen Arten die Eizellen einen anderen Genotypus repräsentieren als die Pollenzellen; er nennt solche Arten heterogam. Wir nennen den im Pollen der *O. muricata* aktiven Typus *curvans*, weil er die nickenden Sproßgipfel der *O. muricata* auf geradstengelige Formen überträgt (z. B. auch in der Kreuzung *biennis* \times *muricata*), den in den Eizellen auftretenden Komplex *rigens*¹⁾, weil er normalen, geraden Stengelwuchs vererbt. Die *laeta* ist also *rigens* \cdot *gaudens*, die *velutina* ist *rigens* \cdot *velans*, die *gracilis* ist *velans* \cdot *curvans*, die vierte Bastardverbindung *gaudens* \cdot *curvans* geht früh zugrunde.

In den Früchten der *O. Lamareckiana* sind nach Bestäubung mit mit dem Pollen der *O. muricata* keine tauben Samen zu erwarten, weil sowohl die *velans*- wie die *gaudens*-Eizellen keimfähige Embryonen liefern: gefunden wurden 91—98% Samen mit voll entwickelten Embryonen. Bei *O. muricata* ist natürlich keine Veranlassung zur Veränderung des Gehaltes an tauben Samen gegeben, wenn statt des eigenen Pollens der der *O. Lamareckiana* die Befruchtung ausführt; auch hier ist die Erwartung gewöhnlich bestätigt (vergl. Tabelle II, S. 140). Die gesunden Samen sollten zu gleichen Teilen *laeta* und *velutina* darstellen. In der einzigen von mir ausgeführten Kultur ist aber die *laeta* mit nur 27% vertreten: de Vries hat 38—66% *laeta* gefunden (1913, S. 288).

Der Unterschied zwischen der gametischen Konstitution der „isogamen“ (de Vries) *O. Lamareckiana* und der der „heterogamen“ *O.*

¹⁾ De Vries hat 1911 die vom „Eizellenbild“ der *O. muricata* hergeleiteten Formen als „*frigida*-Typus“ bezeichnet; 1913 kommt er auf den Namen nicht zurück, dagegen nennt er eine Gruppe von Formen, zu denen auch Bastarde der *muricata* gehören, *rigida*-Typus (1913, S. 80, 82).

muricata ist also nicht ganz so groß, wie de Vries ihn auffaßt. Beide Arten sind dauernd heterozygotisch, sie bilden Keimzellen von zwei verschiedenen Typen. Bei der isogamen *Lamarckiana* sind beide haploide Komplexe in den Eizellen wie im Pollen aktiv, Eizellen wie Pollen sind dityp; bei der heterogamen *muricata* tritt noch eine Erscheinung der Geschlechtsbegrenzung hinzu: der *rigens*-Komplex tritt nur in den Eizellen aktiv auf, soweit bis jetzt bekannt, der *curvans*-Komplex nur im Pollen; Eizellen wie Pollen sind monotyp. Die Annahme liegt nahe, daß *curvans*-Megasporen und *rigens*-Mikrosporen wohl gebildet werden, aber nicht in Funktion treten, vielleicht frühzeitig zugrunde gehen (de Vries 1911). Nach Geerts (1909, S. 183) hat *O. muricatu* etwa 55% sterilen Pollen, aber nur etwa 25% sterile Samenanlagen (vergl. oben S. 149).

Betrachten wir nun zunächst *O. biennis* in ihrem Verhältnis zu *O. muricata*. An der Kreuzung *O. (biennis × muricata)* ist das Auffälligste, daß der Bastard weißnervig ist, während beide Eltern rote Blattnerven haben. Der Eizellenkomplex der *O. biennis* vererbt also hier, und wie wir sehen werden auch in anderen Kreuzungen, nichtrote oder „weiße“ Blattnerven und soll deshalb *albicans* heißen. Die reziproke Kreuzung *O. (muricata × biennis)* ist in dem von de Vries erhaltenen Material rotnervig; der Pollenkomplex der *O. biennis* soll, weil er hier Rotnervigkeit zum mindesten zuläßt und anderswo sicher selber überträgt, als *rubens* bezeichnet werden. Die Kreuzung *O. (biennis × muricata)* ist also genau genommen eine Verbindung *albicans* ♀ • *curvans* ♂, die reziproke Kreuzung *O. (muricata × biennis)* ist *rigens* ♀ • *rubens* ♂.

Bei Bestäubung der *O. biennis* mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* entstehen vorzugsweise (bei de Vries ausschließlich) die Zwillinge *laeta* und *velutina*. Die *laeta* ist jetzt genauer zu definieren als *albicans* • *gaudens*, die *velutina* als *albicans* • *velans*; beide sind weißnervig, wenn die *Lamarckiana* weißnervig ist, sie sind teilweise rotnervig, wenn (heterozygotisch-) rotnervige *Lamarckiana* verwendet wird. Die Weißnervigkeit des *albicans*-Komplexes ist also rezessiv gegenüber der Rotnervigkeit der *Lamarckiana* wie gegenüber der des Komplexes *rubens*, der normal mit *albicans* zu der rotnervigen *biennis* verbunden ist. Weiter ist zu erkennen, daß der Rotnervenfaktor, der wie wir wissen (S. 152) in der *O. Lamarckiana* homozygotisch nicht verwirklicht werden kann, bei der Keimzellenbildung ebensogut an den *gaudens*- wie an den *velans*-Komplex sich angliedern kann. Weil die *O. biennis* selber keine roten Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten und ebensowenig rote Streifen

an den Kelchen und Früchten besitzt, läßt sich erkennen, welchem der beiden in der *Lamarckiana* enthaltenen Komplexe diese Charaktere zukommen: es ist der *velans*-Komplex, weil nur die *velutina* diese Merkmale aufweist, während die *laeta* ebenso wie die Mutter *biennis* ungetupfte Stengel und grüne Kelche und Früchte besitzt. Weiter vererbt *velans* niedrigeren Wuchs, schmälere Blätter, stärkere weichere Behaarung, dickere Knospen und Früchte, dunklere Kronenfarbe, pollenreichere Antheren als *gaudens*. Die langen Griffel der *O. Lamarckiana* gehören wohl beiden Komplexen zu, denn in der F_2 der *laeta* wie der *velutina* kommen wieder lange Griffel in den großblütigen Individuen zum Vorschein. — Die *laeta* und *velutina* aus der *O. muricata*-Venedig sind bei Verwendung des Pollens einer weißnervigen *Lamarckiana* beide rotnervig. Der *rigens*-Komplex besitzt bei meiner Rasse also den Rotnervenfaktor, was sich aus der Rotnervigkeit des von de Vries erhaltenen Bastardes *O. (muricata* \times *biennis*) nicht erschließen läßt, weil hier die *biennis* in ihrem *rubens*-Pollen selber Rotnervigkeit beigesteuert hat. Ob *curvans* ebenfalls einen Rotnervenfaktor besitzt, ist fraglich: *O. (Lamarckiana* \times *muricata*) *gracilis* ist wohl schwach rotnervig, aber *O. (biennis* \times *muricata*) ist rein weißnervig. Die roten Tupfen der *O. muricata* gehören einmal sicher dem *rigens*-Komplex an; das zeigt die Punktierung des Bastardes *O. (muricata* \times *biennis*), und seit wir wissen, daß die roten Tupfen dem *gaudens*-Komplex der *Lamarckiana* abgehen, auch das Vorkommen der Tupfen bei der *laeta* aus der *O. muricata*. Die zugehörige *velutina* bekommt die Tupfen von beiden Eltern, in *rigens* und in *velans*, der Tupfenfaktor kann also homozygotisch verwirklicht werden¹⁾. Daß die Punktierung der *O. (muricata* \times *Lamarckiana*) *velutina* stärker ist als die der *O. muricata*, hat aber mit der Homozygotie der *velutina* in Bezug auf diesen Faktor nichts zu tun, denn die *laeta* aus *muricata* ist eben so kräftig getupft. Der Tupfencharakter des *rigens*-Komplexes kommt also in der Verbindung mit *gaudens* zu stärkerer Ausprägung als in der Verbindung mit *curvans*. Ob dem *curvans*-Pollen der Tupfenfaktor ebenfalls zugehört, ist wieder fraglich. *O. (biennis* \times *muricata*) hat Spuren von Rotpunktierung, und *O. (Lamarckiana* \times *muricata*) *gracilis* ist deutlich rot getupft; die *Lamarckiana* ist aber vielleicht als *velans* an der *gracilis* beteiligt, und dann könnten die Tupfen von der *Lamarckiana* stammen.

¹⁾ Dasselbe ist der Fall bei der von Davis (1916) studierten *O. Franciscana*, die bei Kreuzung mit *O. biennis* ♂ und ♀ getupfte Bastarde gibt, also in den Eizellen wie im Pollen die roten Tupfen vererbt.

Von der Kreuzung *O. Lamarckiana* \times *biennis* ist nur die *fallax* lebensfähig, die andere Hälfte der Zygoten stirbt früh (Renner 1914), noch früher als bei der entsprechenden Kreuzung der *O. muricata*. Von seiten der *biennis* ist der *rubens*-Komplex beteiligt, das zeigen die roten Blattnerven. Die mit *rubens*-Pollen entwicklungsfähigen Eizellen der *O. Lamarckiana* gehören zweifellos dem *velans*-Typus an. Denn die *fallax* hat mit der *velutina* aus der reziproken Kreuzung die roten Tupfen und die rotgestreiften Kelche und Früchte, auch die pollenreichen Antheren gemein. Die Anthokyanbildung ist allerdings beträchtlich stärker als bei der *velutina*, was auf Rechnung des ebenfalls Anthokyanbildung übertragenden *rubens*-Komplexes zu setzen ist: die Rotfärbung des Kelches ist sogar intensiver als bei der weißnervigen *Lamarckiana*, entspricht aber ungefähr der der rotnervigen *Lamarckiana*. Die *fallax* ist also *velans* \cdot *rubens*, der zugehörige Zwilling *gaudens* \cdot *rubens* ist nur in Form von tauben Samen vorhanden. — Die Blattnerven der *O. biennis* sind meist blasser rot als die der *fallax*. Nun überträgt der *velans*-Komplex, anders als *gaudens*, in die Verbindung mit *albicans* eine schwache Rotfärbung der Nerven. Denn die unteren Stengelblätter der *O. (biennis* \times *Lamarckiana)* *velutina* haben fast immer schwach rötliche Mittelnerven. Daß die Kombination *velans* \cdot *rubens* stärkere Nervenfärbung zeigt als *albicans* \cdot *rubens*, ist deshalb nicht verwunderlich, wenn wir annehmen, daß das betreffende Gen des *velans*-Komplexes mit dem nur heterozygotisch möglichen eigentlichen Rotnervenfaktor nicht identisch ist.

Nun tritt die *fallax* in vollkommen identischer Form auch bei der reziproken Kreuzung *O. biennis* \times *Lamarckiana* neben den „Zwillingen“ *laeta* und *velutina* auf, also als Drilling. Das ist kaum anders zu verstehen als unter der Annahme, daß die *O. biennis* in geringer Zahl auch funktionsfähige Embryosäcke vom *rubens*-Typus erzeugt. Die *fallax* ist hier als *rubens* \cdot *velans* gebildet, die Kombination *rubens* \cdot *gaudens*, die wahrscheinlich auch entsteht, ist ebensowenig lebensfähig wie die reziprok gebildete Kombination *gaudens* \cdot *rubens* und wird wie diese nur in Form von tauben Samen vorkommen. Die *O. biennis* ist also halb heterogam, sie erzeugt aktiven Pollen nur vom *rubens*-Typus, dagegen aktive Embryosäcke, die teils den *albicans*-, teils den *rubens*-Komplex darstellen. Wollen wir die de Vriesschen Termini auf die Komplexe statt auf die Art anwenden, so müssen wir sagen, daß der *rubens*-Komplex sich isogam verhält, der *albicans*-Komplex heterogam ist. Fassen wir die Geschlechter ins Auge, so ergibt sich, daß das weibliche dityp, das männliche monotyp ist. — Das Verhalten erinnert an das von Miss

Saunders bei den viel besprochenen Levkojen gefundene, die mehrere Typen von Eizellen, aber nur einen (aktiven?) Typus von Pollenkörnern besitzen; die Pollenkörner sollen alle ähnlich und gesund aussehen (1913, S. 306). Auch Tanaka wäre hier zu vergleichen.

Die *velutina* und die *fallax* aus *O. biennis* \times *Lamarckiana* bekommen von der *Lamarckiana* denselben Anteil, *velans*. Wenn nun aus irgend einem Grund die *gaudens*-Verbindung, d. h. der Bastard *laeta*, gegenüber den *velans*-Verbindungen begünstigt ist, so wird nicht nur die *velutina* in geringerer Zahl erscheinen als die *laeta*, sondern auch die *fallax* wird selten sein. Umgekehrt wird bei reichlichem Auftreten der *velutina* auch die *fallax* verhältnismäßig häufig zur Entstehung kommen. Die in der folgenden Tabelle zusammengestellten Beobachtungen bestätigen diese Erwartung.

Kreuzung	Absolute Zahlen			Prozentzahlen		
	<i>laeta</i>	<i>velutina</i>	<i>fallax</i>	<i>laeta</i>	<i>velutina</i>	<i>fallax</i>
a	21	19	2	50	45	5
b	27	32	4	43	51	6
c	17	44	33	18	47	35
d	7	27	12	15	59	26
e	51	19	1	72	27	1
f	20	98	19	15	71	14

Aus *rubens*-Samenanlagen dürften auch die bleichen, sehr früh absterbenden Keimlinge der Kreuzung *O. biennis* \times *muricata* hervorgehen (S. 166); sie stellen die lebensunfähige Kombination *rubens*·*curvans* dar. Bei Selbstbestäubung müssen die *rubens*-Eizellen der *O. biennis* taube Samen vom Typus *rubens*·*rubens* geben. Für einen Teil der bei *O. biennis* immer anzutreffenden tauben Samen ist also eine wahrscheinliche Deutung gefunden. Nebenbei bemerkt, weisen die kleinsten dieser tauben Samen genau dieselben Störungen in der Entwicklung der wenigzelligen Embryonen und des wenigkernigen Endosperms auf, wie sie für die Kreuzung *O. Lamarckiana* \times *biennis*, nach unserer jetzigen Bezeichnungsweise genauer für *gaudens*·*rubens*, beschrieben worden sind (Renner 1914). Hätten alle tauben Samen der selbstbestäubten *O. biennis* denselben Charakter, so müßten bei Bestäubung mit dem Pollen der *O. muricata* die tauben Samen ganz fehlen. Das ist aber nicht der Fall. Eine Erhöhung des Prozentsatzes der Samen mit großen Embryonen scheint durch die Verwendung von *muricata*-Pollen allerdings herbei-

geführt zu werden: bei Selbstbefruchtung machen die gesunden Samen 55—70 (selten bis 77)⁰/₀ aus, bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. muricata* 71—84⁰/₀. Geringer muß die Vermehrung der gesunden Samen durch Belegung mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* sein, weil nur *rubens-velans*, aber nicht *rubens-gaudens* große Embryonen liefert. Tatsächlich sind hier nur 63⁰/₀ gesunde Samen gefunden worden, also nicht mehr als gewöhnlich bei selbstbestäubter *O. biennis*; doch kann der Befund natürlich zufällig sein. Jedenfalls besteht kein Anhalt dafür, daß sämtliche bei *O. biennis* nach Selbstbestäubung anzutreffenden tauben Samen aus *rubens*-Samenanlagen hervorgehen. Was es aber mit dieser zweiten Kategorie von tauben Samen für eine Bewandtnis hat, ist noch unklar.

Das Auftreten der *fallax* neben *laeta* und *velutina* fällt unter den Begriff der metaklinen Bastarde von de Vries (1913, S. 308). Die Kreuzung *O. biennis*-Chicago \times *Lamarckiana* gibt ausnahmsweise unter *densa* und *laxa* einige *velutina*- und *laeta*-Exemplare, die mit der *velutina* bzw. der *laeta* aus *O. Lamarckiana* \times *biennis*-Chicago ganz übereinstimmen; umgekehrt fand de Vries einmal eine *laxa* unter den Zwillingen *velutina* und *laeta* (S. 310). Ebenso erzeugt *O. cruciata* mit dem Pollen der *O. Lamarckiana* zur Hauptsache die Zwillinge *densa* und *laxa*, aber darunter auch gelegentlich *gracilis*, die sonst als Produkt der reziproken Kreuzung bekannt ist. De Vries sieht als Ursache der Erscheinung, wie wir es getan haben, den „Übergang einer Sexualzelle in den dem entgegengesetzten Geschlecht eigenen Sexualtypus“ an; natürlich ist das Phänomen nur bei heterogamen Arten möglich. Bemerkenswert ist, daß bis jetzt nur solche Fälle bekannt geworden sind, in denen ein Teil der Eizellen den sonst im Pollen aktiven Faktorenkomplex enthält, während Pollenzellen vom Typus der normalen Embryosäcke nicht aktiv aufgetreten sind.

b) Komplexanalyse der *O. suaveolens*.

O. suaveolens muß in ihren Eizellen denselben *albicans*-Komplex besitzen wie die *biennis*, statt des *rubens*-Komplexes aber, und zwar wieder im Pollen wie in einem Teil der Eizellen, einen neuen Komplex *flavens*. Die Art ist halb heterogam wie *O. biennis*. Das ist zu erschließen aus folgenden Tatsachen: *biennis* \times *suaveolens* gibt außer der sehr charakteristischen Bastardform *flava* einen Typus *suavis*, der von *suaveolens* schlechterdings nicht zu unterscheiden ist, die reziproke Kreuzung ebenfalls *flava* und den Typus *redempta*, der mit *biennis*

identisch zu sein scheint¹⁾. Die *flava* ist rotnervig und entsteht im ersten Fall aus *rubens*-Eizellen und *flavens*-Pollen, im zweiten Fall aus *flavens*-Eizellen und *rubens*-Pollen. Die *suaveolens* entsteht als *albicans* (♀) • *flavens* (♂), die *biennis* als *albicans* (♀) • *rubens* (♂). Die *flavens*-Eizellen der *O. suaveolens* scheinen zahlreicher zu sein als die *albicans*-Eizellen: denn bei Selbstbestäubung treten meist viel mehr (85—54%) taube Samen (= *flavens* • *flavens*) auf als gesunde (15—46%), und entsprechend gibt die Kreuzung *suaveolens* × *biennis*, bei der die überwiegende Zahl der Samen gesund ausfällt (73—88%), viel mehr (79%) *flava* (= *flavens* • *rubens*) als *redempta* (= *albicans* • *rubens*). Alles in allem sind die *flavens*-Keimzellen der *O. suaveolens* augenscheinlich den *albicans*-Keimzellen gegenüber bedeutend in der Überzahl. Daß die *O. biennis* bei Bestäubung mit dem Pollen der *suaveolens* mehr gesunde Samen gibt als bei Selbstbestäubung, scheint deutlich; es sind 74—83% statt 55—77%. Das rührt von der Entwicklung der *rubens*-Eizellen mit dem *flavens*-Pollen her. Auch daß die *flava* in der Kreuzung *biennis* × *suaveolens* in größerer Zahl (22%) aufzutreten scheint als die *fallax* in der Kreuzung *biennis* × *Lamarckiana* (1—35%, im Mittel 15%), entspricht der Theorie; alle vom *suaveolens*-, genauer *flavens*-Pollen befruchteten *rubens*-Samenanlagen müssen sich ja entwickeln, während bei Verwendung von *Lamarckiana*-Pollen nur die Kombination *rubens* • *velans*, nicht *rubens* • *gaudens* gesund ausfällt. — Der Bastard *suavis* gleicht dem Vater *O. suaveolens* auch in seinem Gehalt an gesunden Samen, die 33—36% ausmachen, der Bastard *redempta* gleicht im selben Sinn seinem Vater *O. biennis*, mit 70% keimhaltiger Samen; wird die *suavis* mit dem Pollen der *redempta* belegt, so ist die Beschaffenheit der Samen dieselbe wie bei der Kreuzung der *O. suaveolens* mit *O. biennis* ♂, insofern als 80% der Samen gesund sind.

Die Kreuzungen zwischen *O. suaveolens* und *O. Lamarckiana* liefern vollkommen entsprechende Ergebnisse. Beide Arten erzeugen, mit dem Pollen der anderen Art befruchtet, fast lauter gesunde Samen, wie schon de Vries²⁾ mitgeteilt hat. *O. Lamarckiana* × *suaveolens* (Samen zu 92—99% gesund) gibt Zwillinge, weil der Pollen der *O. suaveolens* ebenso wie der von *O. biennis* und *O. muricata* von einerlei Art ist:

¹⁾ Der Name *redempta* soll besagen, daß der *albicans*-Komplex aus der Verbindung mit *flavens* frei gemacht ist und die uns geläufigere Verbindung mit *rubens* eingegangen hat.

²⁾ de Vries 1915, S. 173, 1916 b.

suavi-laeta entsteht als *gaudens* • *flavens*, *suavi-velutina* als *velans* • *flavens*. Hier ist also die *gaudens*-Verbindung aus *O. Lamarckiana* ♀, die wir aus der Kreuzung mit *O. muricata* ♂ in Form von nicht ergrünenden Keimlingen, aus der Kreuzung mit *biennis* ♂ gar nur in Form von tauben Samen kennen, endlich einmal voll lebensfähig. *O. suaveolens* × *Lamarckiana* (Samen zu 91—93% keimhaltig) liefert Vierlinge, weil zwei Pollentypen mit zwei Eizelltypen zusammentreffen und sämtliche Verbindungen lebensfähig sind. Aus den *albicans*-Eizellen entstehen *bienni-laeta* und *bienni-velutina*; das Paar entspricht der *biennis* (*redempta*) aus *O. suaveolens* × *biennis*. Aus den *flavens*-Samenanlagen gehen *suavi-laeta* als *flavens* • *gaudens* und *suavi-velutina* als *flavens* • *velans* hervor: dieses Paar entspricht der *flava* aus *O. suaveolens* × *biennis*. Wieder scheinen die *suavi*-Typen häufiger aufzutreten als die *bienni*-Typen.

Nach den bisherigen Erfahrungen sind die binären Konstitutionsformeln für die vier behandelten Arten: *O. Lamarckiana* = *velans* ♀♂ • *gaudens* ♀♂, *O. biennis* = *albicans* ♀ • *rubens* ♀♂, *O. suaveolens* = *albicans* ♀ • *flavens* ♀♂, *O. muricata* = *rigens* ♀ • *curvans* ♂. Durch die Geschlechtszeichen ist angedeutet, ob ein Komplex nur in einem Geschlecht oder in beiderlei Keimzellen als aktiv bekannt geworden ist: neue Kreuzungen können freilich noch andere Möglichkeiten und Fähigkeiten ans Licht bringen, vielleicht einen bisher als heterogam erscheinenden Komplex als isogam erkennen lassen. *O. Lamarckiana* ist so als isogam, *biennis* und *suaveolens* als halb heterogam, *muricata* als heterogam gekennzeichnet.

Über das gegenseitige genotypische Verhältnis der hypothetischen Komplexe läßt sich noch nicht viel sagen. Am ähnlichsten dürften sich *gaudens* und *rubens* sein, von dem Rotnervenfaktor in *rubens*, der aber auch auf *gaudens* übergehen kann, und der verschiedenen Blütengröße und Griffellänge abgesehen. Denn die *laeta* aus der *O. biennis*, also *albicans* • *gaudens*, kommt der *O. biennis*, also *albicans* • *rubens*, so nahe, daß die kleinblütige rotnervige F₃ der *laeta* von *biennis* kaum mehr zu unterscheiden ist. Auch die Ähnlichkeit zwischen *O. (muricata* × *biennis*) = *rigens* • *rubens* und *O. (muricata* × *Lamarckiana*) *laeta* = *rigens* • *gaudens* ist, besonders im Blütenstand, unverkennbar. Die ausgesprochene Ähnlichkeit, die mir, im Gegensatz zu anderen Beobachtern, zwischen *O. Lamarckiana* = *velans* • *gaudens* und *O. (Lamarckiana* × *biennis*) *fallax* = *velans* • *rubens* zu bestehen scheint — es ist hier vor allem an die Gleichheit der Keimpflanzen, an die nur bei *Lamarckiana* und bei *fallax* so stark ausgeprägte Buckligkeit der unteren Blätter und an die

Tabelle

Komplex	Art	Sproß	Blätter	Behaarung
<i>gaudens</i>	<i>Lamarckiana</i>	aufrecht	breit	grob
<i>rubens</i>	<i>biennis</i>	"	breit	grob
<i>flavens</i>	<i>suaveolens</i>	"	breit	sehr schwach
<i>albicans</i>	<i>biennis</i> u. <i>suaveolens</i>	"	?	schwach, fein
<i>rigens</i>	<i>muricata</i>	"	schmal	?
<i>velans</i>	<i>Lamarckiana</i>	"	schmal	stark, weich
<i>curvans</i>	<i>muricata</i>	nickend	sehr schmal	weich

weit ausladenden Grundäste zu erinnern —, ist eine weitere Bestätigung. Auf der nahen Verwandtschaft zwischen *gaudens* und *rubens* könnte ihre Unverträglichkeit beruhen: ganz homozygotische Kombinationen sind ja bei unseren *Oöthieren* immer lebensunfähig. — Verhältnismäßig nahe können sich sonst noch *albicans* und *rigens* stehen. Die auffallende Ähnlichkeit zwischen *O. muricata* = *rigens* · *curvans* und *O. (biennis* × *muricata*) = *albicans* · *curvans* dürfte allerdings durch Dominanz der *curvans*-Charaktere verursacht sein. Denn größer sind die Unterschiede schon zwischen der *laeta* aus der *O. biennis* und der aus der *O. muricata*, und ebenso zwischen den beiden *velutinæ*. Vor allem besitzt der *rigens*-Komplex, anders als *albicans*, den Tupfenfaktor, wie die Bastarde *O. (muricata* × *Lamarckiana*) *laeta* und *O. (muricata* × *biennis*) zeigen. — Der Tupfenfaktor findet sich sonst nur noch bei dem *velans*-Komplex der *O. Lamarckiana*. Der *curvans*-Komplex der *O. muricata* ist scharf gekennzeichnet durch die immer dominierenden nickenden Sproßgipfel. Der *flavens*-Komplex bedingt oft mangelhafte Chlorophyllbildung, doch nicht in der ursprünglichen Kombination *albicans* · *flavens* = *O. suaveolens*. Schmalblättrigkeit haben die Komplexe *velans*, *rigens* und *curvans* miteinander gemein.

In der Tabelle IV ist der Versuch gemacht, die hauptsächlichsten unterscheidenden Merkmale der angenommenen haploiden Faktorkomplexe anzugeben, soweit über sie eine Vermutung geäußert werden kann. Von den aufgeführten Charakteren dominieren: nickender Sproß über aufrechten, Vorhandensein von Anthokyan in Haarbäsen, Nerven, Kelch und Frucht über Fehlen des Anthokyans, mitunter kurzer Griffel über langen Griffel; mehr oder weniger intermediär ist die Vererbung bei der Gestalt von Kelch und Frucht, bei der Blattbreite und der

IV.

Anthokyan				Kelch	Krone	Griffel	Frucht
Tupfen	Nerven	Kelch	Frucht				
—	—	—	—	schlank	sehr groß	lang	schlank
—	+	—	—	mittel	mittel	kurz	mittel
—	—	—	—	sehr schlank	groß	kurz	sehr schlank
—	—	—	—	mittel	mittel	kurz	mittel
+	+	+	+	dick	klein	kurz	dick
+	—	+	+	dick	sehr groß	lang	dick
?	?	?	—	dick	klein	kurz	?

Kronengröße, meist auch bei der Griffellänge. Die Begründung der Daten ist in den Einzelbeschreibungen enthalten, im übrigen soll die Tabelle mehr ein Programm für den künftigen Versuch von Faktorenanalyse sein als eine Tafel der gesicherten Einsichten.

c) Komplexanalyse einiger Bastarde.

Wenn die Artbastarde der Önotheren bei Selbstbefruchtung sich konstant reproduzieren, von den oben behandelten untergeordneten Merkmalen abgesehen, so können die Nachkommen, die den elterlichen F_1 -Typus wiederholen, auf zweierlei Weise entstehen. Entweder kombinieren sich die Charaktere der Elternarten in den aktiven Keimzellen des Bastards derart, daß homozygotische Verbindungen dieser Keimzellen wieder denselben Phänotypus hervorrufen wie ihn die F_1 darstellt¹⁾. Oder es bleiben, was a priori und nach den Angaben von de Vries als unbedingt zu-

¹⁾ Literatur und Diskussion bei Federley, 1913, S. 69, 77. — Im mendelistischen Sinne möglich scheint mir dieser Modus, falls auch keine inaktiven Keimzellen abgespalten werden sollen, nur dann, wenn die Unterschiede zwischen den in der Heterozygote vereinigten Komplexen sämtlich auf dem einseitigen Vorhandensein von je zwei gleichsinnigen, ja vollkommen identischen Faktoren beruhen und wenn zwischen den Gliedern eines Paares solcher Gene in der Heterozygote vollkommene Abstoßung besteht. Auf der einen Seite sei AA_1 , auf der anderen aa_1 verwirklicht, so wären die Keimzellen des Bastards Aa_1 und A_1a identisch, einfach so viel wie A ; AA_1 und aa_1 dürften wegen der Abstoßung zwischen A und A_1 sich nicht bilden. Die Zygoten, aus denen die F_2 hervorginge, dürften wir dann unbedenklich AA schreiben statt AaA_1a_1 . Denken wir uns die Gene unter dem Bild von Radikalen, so können zwei gleichsinnige Faktoren keine homologen Radikale sein, weil sie nicht beide an der gleichen Stelle des Moleküls stehen können (vergl. dazu Johannsen S. 608, Anmerkung 2). Wenn aber beim Austausch das Radikal A_1 genau an die Stelle treten würde, die im antagonistischen Keimplasma das Radikal A einnimmt, so wären die Gene A und A_1 auch homolog geworden.

treffend erscheint, die elterlichen Faktorenkomplexe im Bastard annähernd unverändert und wohl auch meistens in den ursprünglichen Verhältnissen der Geschlechtsverteilung erhalten. Der Bastard *O. (biennis* \times *muricata*) z. B. erhält sich dadurch konstant, daß von seinen Samenanlagen immer nur solche vom *albicans*-Typus zur vollen Embryoentwicklung kommen, und zwar nur dann, wenn sie durch Pollenschläuche vom *curvans*-Typus befruchtet werden. Über die tauben Samen und über die sterilen Pollenkörner und Samenanlagen wird später zu sprechen sein. Daß die Vererbung auf diesem Weg erfolgt, geht eindeutig aus den Rückkreuzungen der Bastarde mit den Eltern und aus den Kreuzungen der Bastarde untereinander und mit anderen Arten hervor. Das von de Vries geschaffene Material ist hier außerordentlich reich, doch will ich mich auf die Erörterung der wenigen Fälle beschränken, die ich aus eigener Anschauung kenne.

O. (biennis \times *muricata*) \times *biennis* (genauer [*albicans* \cdot *curvans*] \times *rubens*) gibt reine *biennis*, nur in der Blütengröße sind Unterschiede unter der Nachkommenschaft aus der sesquizeiproken Kreuzung vorhanden. Wir haben es aber nicht mit diesen wenig wichtigen, sondern mit den Habituscharakteren zu tun, und hierin wird der *biennis*-Typus vollkommen wieder hergestellt. Der Bastard bildet eben nur aktive Embryosäcke von derselben Konstitution wie die Eizelle war, aus der er selber hervorgegangen ist, also vom *albicans*-Typus. In der bezeichneten sesquizeiproken Kreuzung werden also *albicans*-Eizellen mit *rubens*-Pollen verbunden, somit reine *biennis* hergestellt und der „zentrale Großelter“ *muricata* „ausgeschaltet“ (de Vries). Wichtig ist nun, daß der erfahrungsgemäß isogame *rubens*-Komplex in der rekombinierten *biennis* sofort wieder in den Eizellen (neben *albicans*) aktiv wird, nicht nur im Pollen. Das geht daraus hervor, daß die fragliche *biennis* mit Pollen von *O. Lamareckiana* nicht nur *laeta* und *velutina*, sondern auch *fallax* liefert (s. S. 204). Aus dem Bastard *O. (biennis* \times *muricata*) sind natürlich bei Kreuzung mit *Lamareckiana* ♂ nur *laeta* und *velutina* zu erwarten, weil hier der *rubens*-Komplex notwendig fehlen muß. — Die ausgebildeten Samen in den Früchten des Bastardes *O. (biennis* \times *muricata*) sind nach Bestäubung mit *biennis*-Pollen so gut wie alle gesund und keimfähig, während bei Selbstbestäubung zahlreiche Samen taub werden. Das deutet darauf hin, daß vielleicht doch von dem Bastard auch Pollenkörner gebildet werden, die einen andern als den *curvans*-Typus darstellen und auch zu befruchtungstüchtigen Pollenschläuchen auswachsen, daß aber die gebildeten Zygoten nicht lebensfähig sind. —

In der rekombinierten *O. biennis* ist bei Selbstbestäubung das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen wieder dasselbe wie in der ursprünglichen Form.

Von dem Bastard *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* (= *albicans · gaudens*) ist zunächst nach den oben mitgeteilten Erfahrungen zu vermuten, daß er Pollenzellen vom Typus *gaudens* und Eizellen von den Typen *albicans* und *gaudens* erzeugt; der *gaudens*-Komplex ist ja isogam. Die Konstanz bei Selbstbestäubung widerspricht dieser Vermutung nicht, ohne sie zu bestätigen. Desgleichen das Auftreten einförmiger *biennis* in der Kreuzung *O. (biennis × Lamarckiana) laeta × biennis*; denn *albicans · rubens* ist *biennis*, und *gaudens · rubens* schlägt immer fehl. Der Gehalt an tauben Samen ist bei Kreuzung mit *O. biennis* ♂ ungefähr ebenso groß wie bei Selbstbestäubung (etwa 50%), denn *rubens*- und *gaudens*-Pollen verhalten sich den *albicans*- und den *gaudens*-Eizellen gegenüber gleich. Wichtiger ist die Kreuzung *O. (biennis × Lamarckiana) laeta × Lamarckiana*; es entstehen *laeta* = *albicans · gaudens*, *velutina* = *albicans · velans* und *Lamarckiana* = *gaudens · velans*; *gaudens · gaudens* muß natürlich fehlschlagen. Hier ist die Annahme also gut bestätigt. Durch die Bestäubung mit *Lamarckiana*-Pollen wird der Gehalt an gesunden Samen vielleicht etwas erhöht (58% statt 39—51%), weil jetzt auch *gaudens*-Eizellen zur Entwicklung kommen. *O. Lamarckiana × (biennis × Lamarckiana) laeta* liefert, wie zu erwarten, nur *Lamarckiana* = *velans · gaudens*; *gaudens · gaudens* schlägt fehl. Die Zahl der gesunden Samen ist dabei in den *Lamarckiana*-Früchten, wie ebenfalls zu erwarten, so groß wie bei Bestäubung mit *biennis*-Pollen, also bei der de Vriesschen Rasse zwischen 70 und 80%, bei der schwedischen Rasse 53%. *O. biennis × (biennis × Lamarckiana) laeta* gibt *albicans · gaudens* = *laeta*, ganz nach Vorschrift, ohne Veränderung des Gehaltes an gesunden Samen.

Der zugehörige Zwillings *O. (biennis × Lamarckiana) velutina* dürfte entsprechend im Pollen den *velans*-Komplex und in den Eizellen die Komplexe *albicans* und *velans* besitzen. Bei Bestäubung mit dem Pollen von *biennis* sollte hier nicht nur *albicans · rubens* = *biennis* auftreten, sondern auch *velans · rubens* = *fallax*. Die *fallax* fehlte aber. Doch ist hier hervorzuheben, daß ich aus den zuerst verwendeten Materialien von *biennis* und *Lamarckiana* X eine *fallax* überhaupt nicht gesehen habe, es ist also abzuwarten, ob bei Verwendung der aus den gut bekannten Materialien gewonnenen *velutina* nicht doch *fallax* ans Licht kommt. Eine Komplikation liegt auch darin, daß die benutzte

velutina rotnervig war und die „rotnervigen“ Eizellen vielleicht mit *rubens*-Pollen keine lebensfähigen Zygoten geben. — Das Ergebnis der übrigen Kreuzungen ist wieder das erwartete. *O. velutina* \times *Lamarckiana* ist noch nicht aufgezogen. *O. Lamarckiana* \times (*biennis* \times *Lamarckiana*) *velutina* gibt nur *gaudens* \cdot *velans* = *Lamarckiana*; das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen ist dasselbe wie bei Selbstbestäubung (41% gesunder Samen). *O. biennis* \times (*biennis* \times *Lamarckiana*) *velutina* lieferte nur *velutina* = *albicans* \cdot *velans*, wieder keine *fallax*. — Als Ergänzung kann hier der Befund von de Vries angeführt werden, daß *O. (muricata* \times *nanella*) *velutina* \times *biennis* lauter Pflanzen „vom Typus *Lamarckiana* \times *biennis*“, also *fallax* gibt (1913, S. 241). Warum hier die Bastardform *O. (muricata* \times *biennis*) = *rigens* \cdot *rubens* fehlt, ist ebenso unklar wie in meinen Kreuzungen *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *velutina* \times *biennis* und reziprok das Fehlen der *fallax*.

Besonders wichtig sind natürlich die Kreuzungen zwischen den Zwillingen. Wie oben mitgeteilt, entsteht aus *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *velutina* \times *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *laeta* zur Hauptsache *Lamarckiana*, die aus den *velans*-Eizellen der *velutina* und dem *gaudens*-Pollen der *laeta* gebildet sein muß; daneben tritt *laeta* auf, die den *albicans*-Eizellen der *velutina* die Entstehung verdanken muß. Aus der reziproken Kreuzung *laeta* \times *velutina* geht wieder *Lamarckiana* hervor, diesmal aus den *gaudens*-Eizellen der *laeta* und dem *velans*-Pollen der *velutina* gebildet, und *velutina*, die als *albicans* \cdot *velans* entsteht. Die Zahl der gesunden Samen wird durch die Kreuzung gegenüber der bei Selbstbestäubung erzeugten beträchtlich erhöht, bei der *laeta* von 39—56% auf 68—75%, bei der *velutina* von 16—37% auf 88—91%. — Die beiden Kreuzungen sind wohl der wichtigste Prüfstein für meine Auffassung der *laeta-velutina*-Spaltung, denn sie zeigen, daß durch Zusammenfügung der beiden in der Zwillingspaltung getrennten Elemente die zusammengesetzte Form *Lamarckiana* wiederhergestellt wird.

Von hohem Interesse scheinen nach den Mitteilungen von de Vries die Kreuzungen zu sein, in denen die aus *O. muricata* gewonnenen Zwillinge, also *O. (muricata* \times *Lamarckiana*) *laeta* und *velutina*, mit dem Pollen der Elternart *muricata* bestäubt werden. Es treten dabei (de Vries 1913, S. 169 ff.) eine *muricata*-ähnliche Form auf, die er als *coerulea* bezeichnet, und ein *gracilis*-Typus, der mit *O. (Lamarckiana* \times *muricata*) identisch sein soll. Hier ist also das Verhalten verwirklicht, das ich bei der Kreuzung *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *velutina* \times *biennis* erwartet, aber bis jetzt nicht beobachtet habe. Die *coerulea* dürfte

wirklich einer *muricata* entsprechen und als *rigens* · *curvans* entstehen. Die *gracilis* soll in gleicher Weise aus *O. (muricata* · *Lamarckiana)* *laeta* und *velutina* hervorgehen, muß also das eine Mal *gaudens* · *curvans*, das andere Mal *velans* · *curvans* sein. Daß die beiden *gracilis*-Typen identisch sind, ist ausgeschlossen; de Vries beschreibt sie nicht eingehend. Ich habe aus der Kreuzung *O. (Lamarckiana* × *muricata*) nur einen lebensfähigen Bastard erhalten, wohl *velans* · *curvans*, es ist also auffallend, daß aus *laeta* der Bastard *gaudens* · *curvans* in lebensfähigem Zustande gewonnen werden kann. Doch wäre einerseits das de Vriessche Material daraufhin zu prüfen, ob auch hier die Kreuzung *O. Lamarckiana* × *muricata* zur Hälfte gesunde und zur Hälfte früh absterbende Keimlinge liefert, und andererseits ist abzuwarten, ob bei meiner *muricata* die Rückkreuzung der Zwillinge mit der Mutterart dasselbe Ergebnis liefert wie in den Versuchen von de Vries. Warum diese Kreuzungen von großer Bedeutung sein können, wird unten zu erörtern sein.

De Vries gibt auch kurz an (1913, S. 172), daß er aus den Kreuzungen *O. (biennis* × *Lamarckiana)* *laeta* × *muricata* und *(biennis* × *Lamarckiana)* *velutina* × *muricata* „nebst gelben Keimen nur eine Form, und zwar die *gracilis*“, erhielt. Ob diese *gracilis* eine *albicans*- oder aber eine *gaudens*- bzw. *velans*-Kombination ist, bleibt zu prüfen.

Der Bastard *fallax* entsteht sowohl als *O. (Lamarckiana* × *biennis*), und zwar hier ohne lebenden Bruder, wie als *O. (biennis* × *Lamarckiana)*, hier mit den „Zwillingen“ *laeta* und *velutina* zusammen. Das rührt davon her, daß der *rubens*-Komplex der *biennis*, der die *fallax* erzeugt, sich isogam verhält. Der Komplex *velans* ist erwiesenermaßen ebenfalls isogam, es ist also zu erwarten, daß sowohl in den Eizellen wie in den Pollenzellen die beiden Komplexe aktiv auftreten. Wird nun *fallax*, einerlei auf welchem Wege gewonnen, mit dem Pollen von *biennis*, also *rubens*-Pollen bestäubt, so muß *velans* · *rubens* = *fallax* entstehen, und zwar als einzige lebensfähige Form, weil die homozygotische Kombination *rubens* · *rubens* fehlschlagen muß. Das ist tatsächlich festgestellt worden (S. 206, 212). Wird *O. biennis* mit dem Pollen der *fallax* belegt, so sind zu erwarten: *albicans* · *rubens* = *biennis*, *albicans* · *velans* = *velutina*, *rubens* · *velans* = *fallax*; *rubens* · *rubens* schlägt fehl. Alle drei Formen sind in Wirklichkeit beobachtet worden, und dazu noch weißnervige *biennis* und die Form *punctilaeta*, von denen wir später zu reden haben. Nach der Menge der auftretenden *velutina* gegenüber der *biennis* zu urteilen, besteht der Pollen zum größeren Teil aus *velans*, zum kleineren aus *rubens*: oder wächst der *velans*-Pollen rascher?

Wenn auch in den Samenanlagen der *velans*-Komplex vorherrscht, ist die geringe Zahl der gesunden Samen bei Selbstbestäubung verständlich: es müssen dann ja viele untüchtige Homozygoten *velans* • *velans* gebildet werden. Der Gehalt an gesunden Samen wird bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. biennis* gesteigert — von 26—27% auf 45—68% bei *O. (biennis × Lamarckiana) fallax* F₁, von 26—38% auf 47—49% bei *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* F₁, von 4—9% auf 59% bei *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* F₃ von Heribert-Nilsson —, weil die Heterozygoten *velans* • *rubens* jetzt häufiger zustande kommen. Wird *O. (biennis × Lamarckiana) fallax* F₁ mit *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* F₁ ♂ gekreuzt, so bleibt der Prozentsatz der gesunden Samen gering, 19%, weil die Kreuzung einer Selbstbestäubung gleichkommt. Bei der reziproken Verbindung sind 40% gesunder Samen gefunden worden, also etwas mehr als bei Selbstbestäubung der *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* F₁ (26—38%), doch kann das ein Zufall sein. Auch der Unterschied, der zwischen den beiden reziproken *fallax*-Formen in dem Prozentsatz der gesunden Samen bei Selbstbestäubung gefunden wurde (26—27% gegen 26—38%), braucht nicht konstant zu sein. Hat doch de Vries bei *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* Schwankung zwischen 20 und 64% beobachtet (1916 b, S. 273).

Werden *O. (Lamarckiana × biennis) fallax* ♀ und *O. Lamarckiana* ♂ verbunden, so sind zu erwarten: *velans* • *gaudens* = *Lamarckiana*, *rubens* • *velans* = *fallax*. Doch ist zu bedenken, daß *fallax* nur dann erscheinen kann, wenn die verwendete *biennis* im *rubens*-Komplex isogam ist. Die als Mutter benutzte *fallax* war eine F₃-Pflanze von Heribert-Nilsson, und über die Beschaffenheit seiner *biennis* weiß ich nichts, als daß sie rotnervig ist. Gefunden wurde *Lamarckiana*, ob auch *fallax* vorkommt, muß durch größere Kulturen entschieden werden. Der Prozentsatz der gesunden Samen ist bei der Kreuzung bedeutend höher als bei Selbstbestäubung, 31% statt 4—9%.

7. Das Verhalten des Rotnervenfaktors gegenüber den artunterscheidenden Faktorenkomplexen.

In der immer rotnervigen *O. biennis* wird der Rotnervenfaktor, den wir mit R bezeichnen wollen, von dem Komplex *rubens* augenscheinlich streng festgehalten, er geht nicht auf den *albicans*-Komplex über. Die Veränderung von *albicans* in die mit dem Rotfaktor ausgestattete Form, also von *r-albicans* in *R-albicans*, wäre natürlich nur möglich auf Kosten des Übergangs von *R-rubens* in *r-rubens*. Das Fehlen von weißnervigen

Individuen in der Nachkommenschaft selbstbefruchteter *O. biennis* ist noch kein Beweis für das Fehlen eines solchen Austauschs, denn die negativen Homozygoten könnten ja untauglich sein. Aber daß die Verbindungen des *albicans*-Komplexes mit anderen den Rotfaktor nicht besitzenden Komplexen immer weißnervig sind, und daß die Verbindungen des *rubens*-Komplexes immer rotnervig sind, ist schon eher ein Beweis dafür. Wir haben weißnervig gefunden *O. biennis* \times *muricata* — *albicans* \cdot *currans*, *O. (biennis* \times *suaveolens)* *suavis* = *albicans* \cdot *flavens*, *O. (biennis* \times *Lamarckiana*-weißnervig) *laeta* und *velutina* — *albicans* \cdot *gaudens* bzw. *albicans* \cdot *velans*, ebenso *O. (biennis* \times *rubrinervis)* *subvelutina* und *velutina*, die wir erst später analysieren können (s. unten). Rotnervig haben wir gefunden *O. (muricata* \times *biennis)* = *rigens* \cdot *rubens*, *O. (suaveolens* \times *biennis)* *flava* = *flavens* \cdot *rubens* und reziprok, *O. (Lamarckiana* \times *biennis)* *fallax* = *velans* \cdot *rubens* und reziprok, *O. (rubrinervis* \times *biennis)* *fallax* und *subfallax* und reziprok.

Hat der *rubens*-Komplex mit *flavens* oder *velans* eine Verbindung eingegangen, so kann er seinen Rotfaktor abgeben. Die F_2 von *O. (biennis* \times *Lamarckiana)* *fallax* spaltet ja Weißnerven ab, die als *velans* \cdot *r-rubens* entstehen müssen, ebenso ist die F_2 der rotnervigen *O. (suaveolens* \times *biennis)* *flava* sogar zum größten Teil weißnervig. Daß in der *fallax* der Komplex *r-rubens* nur entstehen kann auf Kosten einer Umwandlung von *velans* in *R-velans*, ist klar, und daß die *fallax* tatsächlich zahlreiche mit dem Rotfaktor ausgestattete *velans*-Keimzellen erzeugt, geht aus dem Auftreten von rotnerviger *velutina* in der Kreuzung *biennis* \times *fallax* hervor: diese *velutina* muß ja als *albicans* \cdot *R-velans* gebildet sein. Die Befruchtung der *biennis*-Eizellen durch Pollenzellen, die *r-rubens* sind, scheint auffallend selten zu sein, denn der weißnervige *biennis*-Typus ist in ganz wenigen Individuen der Nachkommenschaft von *biennis* \times *fallax* gefunden worden: vielleicht vertragen sich die *albicans*-Eizellen mit diesem Pollentypus schlecht, vielleicht wächst auch schon der Pollen schlecht. Die Beobachtung, daß die Färbung der Blattnerven bei der *velutina* aus *biennis* \times *fallax* sehr verschieden kräftig ist, macht aber noch auf die Möglichkeit aufmerksam, daß die Rotnervigkeit der *O. biennis* durch mehr als einen Faktor bedingt ist, und daneben sind die Ausführungen von Heribert-Nilsson (1912, S. 101; 1915, S. 31) über die Polymerie der Rotnervigkeit von *O. Lamarckiana* zu stellen.

Nach den mitgeteilten Erfahrungen ist es sicher, daß der Rotnervenfaktor des *rubens*-Komplexes sich gegenüber *albicans* anders ver-

hält als gegenüber *velans* und *flavens*. Die Komplexe *velans* und *flavens* vermögen den Rotfaktor von *rubens* abzureißen, weil sie etwa gleich starke „Affinität“ zu dem Faktor haben wie *rubens*, *albicans* dagegen stößt den Rotfaktor ab oder zieht ihn wenigstens schwach an.

Die Übertragbarkeit des Rotnervenfaktors auf den *velans*-Komplex der *O. Lamarckiana* macht es möglich rotnervige *O. Lamarckiana* herzustellen. Einer der Wege zu diesem Ziel ist die Kreuzung *fallax* \times *Lamarckiana*-weißnervig, bei der rotnervige *Lamarckiana*-Typen neben weißnervigen auftreten (S. 208). Diese Rotnerven müssen als R-*velans*·*gaudens* gebildet sein. Mit den so gewonnenen Pflanzen habe ich noch keine Kreuzungen ausgeführt, aber die von Heribert-Nilsson so sorgfältig studierten rotnervigen *Lamarckiana*-Stämme haben wohl eine ähnliche Genese¹⁾, und das Verhalten eines solchen Stammes kennen wir: Die Kreuzung mit *O. biennis* ♀ liefert beide Zwillinge, *laeta* wie *velutina*, als Rot- und als Weißnerven (S. 182). Die rotnervige *laeta* muß als *albicans*·R-*gaudens* entstehen, und der R-*gaudens*-Komplex durch Austausch des Rotfaktors zwischen R-*velans* und *gaudens*. Auf dem Umweg über den *velans*-Komplex kann der Rotnervenfaktor also auch auf den *gaudens*-Komplex übertragen werden. Die direkte Angliederung des Rotfaktors der *biennis* an *gaudens* ist deswegen nicht möglich, weil die Verbindung *gaudens*·*rubens* fehlschlägt. — Von dem *rigens*-Komplex der *O. muricata*-Venedig läßt sich der hier vorhandene Rotnervenfaktor auf *gaudens* unmittelbar übertragen, denn *O. (muricata* \times *Lamarckiana)* *laeta* ist ebenso wie die zugehörige *velutina* rotnervig. Ob der Rotfaktor der *muricata* mit dem der *biennis* identisch ist, wissen wir noch nicht.

Die zweite Generation der rotnervigen *O. (biennis* \times *Lamarckiana)* *laeta* kenne ich nur aus der ersten, von ungenügend bekannten Eltern stammenden Kreuzung. Diese F₂-*laeta*, die in der Gestalt und Farbe der Blätter von dem aus der rotnervigen Heribert-Nilssonschen *O. Lamarckiana* gewonnenen Bastard deutlich sich unterscheidet, hat sich in einer ansehnlichen Individuenzahl (221 Stück) als durchweg rotnervig erwiesen. Der Befund hat nichts Auffallendes, wenn wir uns an die Ähnlichkeit zwischen den Komplexen *rubens* und *gaudens* erinnern. Diese Ähnlichkeit wird durch Übertragung des Rotfaktors auf den *gaudens*-Komplex noch erhöht, und wenn R-*gaudens*-Pollenzellen der

¹⁾ de Vries (1916 b, S. 284) denkt an eine Entstehung durch Mutation aus der weißnervigen Form.

rotnervigen *O. Lamarckiana* mit den *albicans*-Eizellen der *O. biennis* zusammentreten, so kann der Rotnervenfaktor in der rotnervigen *laeta* sich ganz wohl ebenso verhalten wie in der *O. biennis*: er sitzt fest am *gaudens*-Komplex und bleibt dem *albicans*-Komplex fern. In diesem Fall erhält die *laeta* sich auf demselben Weg in der Nervenfarbe konstant wie die *biennis* es tut. Natürlich muß die aus Heribert-Nilsson-schem Material gewonnene rotnervige *laeta* auf diesen Punkt hin noch geprüft werden.

Die rotnervige *velutina*, ebenfalls aus der *Lamarckiana* X hergestellt, verhält sich anders als die zugehörige *laeta*. Die F₂ habe ich noch nicht aufgezogen, aber die aus der Kreuzung *O. biennis* × *velutina*-rotnervig gewonnene *velutina* ist teils rot- und teils weißnervig (S. 210). Spaltung nach der Nervenfarbe ist deshalb in der F₂ mit Sicherheit zu erwarten. Hier muß der R-*velans*-Komplex seinen Rotfaktor gelegentlich an *albicans* abgeben. Der *albicans*-Komplex stößt den Rotfaktor also nicht unter allen Umständen ab, sondern er übt nur geringe Anziehung auf ihn aus, so daß er ihn zwar von R-*velans*, aber nicht von *rubens* und von R-*gaudens* abzureißen vermag. Diese Erscheinungen, die auffallend an chemische Reaktionen¹⁾ erinnern, verdienen jedenfalls genaue Prüfung.

In der genannten Kreuzung überträgt der *velans*-Pollen der *velutina* teils rote, teils weiße Nerven, es muß also auch bei der Pollenbildung der Übergang des Rotnervenfaktors von R-*velans* auf *albicans* vorkommen. Das Vorhandensein des nicht aktiv werdenden *albicans*-Komplexes macht sich also in der Wirkung, die er bei der Reduktionsteilung auf den aktiven *velans*-Komplex ausübt, deutlich bemerkbar; nur die Anwesenheit des stillen Partners *albicans* gibt dem R-*velans*-Komplex die Möglichkeit den Faktor R abzustoßen.

Die Erfahrung mit dem Rotnervenfaktor ist wichtig, weil sie zeigt, daß zwischen den beiden artverschiedenen Komplexen, die durch Kreuzung zweier Arten miteinander verbunden werden, doch Faktoren ausgetauscht werden können, wenn auch in bezug auf die wichtigsten Charaktere die Komplexe in den Keimzellen des Bastards ziemlich rein wieder in die Erscheinung treten. Mit der Blütengröße und mit der Griffellänge steht es augenscheinlich ähnlich wie mit der Färbung der Nerven, doch

¹⁾ Eine ausführliche Erörterung der Analogien von Vererbungserscheinungen mit chemischen Vorgängen hat Lehmann gegeben (1914, S. 161 ff.). Seine Bedenken gegen den Vergleich der Gene mit chemischen Radikalen kann ich nicht teilen.

sollen diese Merkmale jetzt nicht eingehender betrachtet werden, weil sie uns etwas grundsätzlich Neues kaum lehren können und zudem in den Kulturen nicht sorgfältig genug studiert worden sind. Das Auftreten kleinblütiger, kurzgriffeliger *Lamarckiana*-Formen in verschiedenen Kreuzungen weist jedenfalls darauf hin, daß die Faktoren für die betreffenden Charaktere in den Komplexen der *Lamarckiana* verändert werden können.

Die weitgehende Konstanz der Komplexe in den Arten und in den künstlich erzeugten Bastarden können wir uns durch die Annahme zurechtlegen, daß die einem Komplex zugehörigen Chromosomen aufeinander stärkere Anziehung ausüben als auf die Chromosomen des antagonistischen Komplexes, so daß bei der heterotypischen Mitose die beiden haploiden Chromosomensätze so voneinander getrennt werden, wie sie in die Zygote eingegangen sind, ohne Austausch ganzer Chromosomen. Die schwache Anziehung zwischen Chromosomen, die verschiedenen Komplexen angehören, kommt vielleicht in dem Ausbleiben der Konjugation in der Diakinese zum Ausdruck, wie es von Davis (1910a, 1911a) bei *O. Lamarckiana* und *biennis* beobachtet worden ist; für Artbastarde in der Gattung *Digitalis* wird dasselbe Verhalten von Haase-Bessell (S. 304), für Schmetterlingsartbastarde von Federley (S. 36) beschrieben. Gelegentlich kommt aber nach Davis bei den Önotheren Paarung einzelner Chromosomen vor, und damit wäre die Möglichkeit des „crossing over“, des Austauschs von Chromosomenteilen gegeben, der zu Spaltung nach der Nervenfarbe, Blütengröße usw. führen kann. Bastarde, die in F_2 nach mehreren Charakteren spalten, wären auf diese zytologischen Vorgänge hin mit den stabilsten Formen, wie *O. biennis*, *muricata*, zu vergleichen.

8. Die artunterscheidenden Faktorenkomplexe und die Mutationen.

Von besonderer Wichtigkeit sind die seltenen Bastardformen, deren Verhältnis zu den gewöhnlich auftretenden einigermaßen genau und sicher definiert werden kann¹⁾. Hier steht an erster Stelle die *punctilaeta*, die in drei Exemplaren aus *biennis* \times *fallax* erhalten worden ist. Die Form gleicht im großen und ganzen einer *laeta*, hat aber die rot getupften Stengel und Fruchtknoten der *velutina* und auch etwas Anthokyan an den späteren Kelchen. Die Eizellen, die die weißnervige *punctilaeta* (zwei Individuen) geliefert haben, müssen *albicans* gewesen sein. Der Pollen hatte den Tupfenfaktor P von dem *velans*-Komplex, im übrigen muß er *gaudens*-artig gewesen sein. Nun ist aber *gaudens* in der *fallax*, die ja als *rubens* \cdot *velans* oder als *velans* \cdot *rubens* entsteht, nicht vorhanden. Dagegen haben wir wahrscheinlich gemacht, daß der *rubens*-Komplex dem *gaudens*-Komplex recht ähnlich ist, und deswegen steht nichts der Annahme im Weg, daß der fragliche Komplex durch

¹⁾ Bei der Mehrzahl der im speziellen Teil aufgeführten Abweicher ist eine solche Bestimmung noch nicht möglich.

Faktorenaustausch zwischen *rubens* und *velans* konstruiert worden ist; rP-*velans* wäre zu rp-*velans* geworden, Rp-*rubens* zu RP-*rubens*. Im Fall der beiden weißnervigen Individuen hat der neu gebildete Komplex den Rotnervenfaktor nicht erhalten: er war rP-*rubens*. Das dritte Individuum dagegen war blaß rotnervig; es wird aus einer *albicans*-Eizelle und einer RP-*rubens*-Pollenzelle entstanden sein.

Eine *biennis*-artige, hohe Form ist in der Kreuzung *biennis* \times *suaveolens* aufgetreten. Die Rotnervigkeit weist darauf hin, daß der Komplex *rubens* daran irgendwie beteiligt ist: als Pollen nehmen wir unveränderten *flavens*-Pollen an, aber *rubens* \cdot *flavens* ist *flava* und von dem fraglichen Typus weit verschieden. Dagegen ist nicht von der Hand zu weisen, daß die *biennis* eine Eizelle geliefert hat, in der Charaktere des *albicans*- und des *rubens*-Komplexes gemischt waren. Wir nehmen damit an, daß in vereinzelt Fällen doch auch in der *biennis* der Komplex *albicans* den Rotfaktor von *rubens* übernimmt, vielleicht sogar zusammen mit anderen *rubens*-Faktoren.

Schwieriger ist das Auftreten einer ungetupften, grünelchigen, rotnervigen *laeta*-Form in der Kreuzung *O. (Lamarckiana* \times *biennis*) *fallax* F₃ \times *Lamarckiana*-weißnervig zu verstehen. Ein *albicans*-Komplex, den wir für einen wesentlichen Bestandteil aller *laeta*- und *biennis*-artigen Formen halten, steht hier nicht zur Verfügung; *gaudens* wäre im *Lamarckiana*-Pollen vorhanden.

Wenn wir unter der durch Selbstbestäubung gewonnenen Nachkommenschaft so weit abweichende Formen finden, wie wir sie eben unter den Produkten von Kreuzungen betrachtet haben, sprechen wir mit de Vries von Mutation bzw. von Mutanten. Die einzige Mutante, die in meinen Kulturen der Arten nach Selbstbefruchtung aufgetreten ist, ist die *lutescens* aus *suaveolens*. Sie hat mit der *flava* aus *biennis* \times *suaveolens* und reziprok große Ähnlichkeit, ist aber weißnervig. Sie könnte hervorgegangen sein aus einer *flavens*-Keimzelle und einer Keimzelle, die ein Mittelding zwischen *albicans* und *flavens* darstellt.

Es soll natürlich nicht behauptet werden, daß alle Mutationen der Önotheren auf dem angedeuteten Weg zustande kommen. Aber das Auftreten der rotnervigen *laeta* und vor allem der *punctilacta* zwingt dazu die Mutanten daraufhin zu prüfen, ob sie aus Keimzellen entstanden sein können, in denen die Faktoren des jeweils vorhandenen Paares von Komplexen gemischt sind. Die Heterozygotie sämtlicher genauer untersuchten Formen ist außer Zweifel, Spaltungserscheinungen sind also eigentlich selbstverständlich, und was merkwürdig erscheint, ist nur die

Seltenheit der Spaltungen. Doch ist nicht zu vergessen, daß in den tauben Samen allerhand Mutanten stecken können. Wenn *O. Lamarckiana* immer weniger als 50% gesunde Samen erzeugt, so stellen die über 50% hinausgehenden tauben Samen vielleicht teilweise die Produkte mutierter Keimzellen dar.

Heribert-Nilsson hat auf Grund umfangreicher Züchtungen den Versuch gemacht, die Mutationerscheinungen bei *O. Lamarckiana* samt und sonders auf Mendelsche Spaltung und Rekombination zurückzuführen (1915). Er hält die *Lamarckiana*-Stämme für sehr komplizierte Heterozygoten, in denen zahlreiche Faktoren nur im heterozygotischen oder negativ-homozygotischen, aber nicht im positiv-homozygotischen Zustand verwirklicht werden können. Die negativen Homozygoten machen für ihn die Mehrzahl der Mutanten aus, und die gewöhnlich geringe Häufigkeit der Abweicher erklärt er aus Polymerie, aus der Wirksamkeit mehrerer gleichsinnig wirkender Faktoren für dieselbe Eigenschaft. Er streift auch die Möglichkeit von Koppelungs- und Abstoßungserscheinungen (S. 107), ohne dieser Deutung vor der ersten den Vorzug zu geben¹⁾. Wir möchten uns eher für den zweiten Erklärungsversuch aussprechen, weil wir in den beiden außerordentlich stabilen Komplexen *gaudens* und *velans* solche sehr haltbar verketteten Faktorengruppen mit Sicherheit nachgewiesen zu haben glauben²⁾. Natürlich können Komplexe, die verschiedenen Individuen angehören und sich noch fraglos z. B. als *gaudens* zu erkennen geben, untereinander sich doch in zahlreichen Faktoren unterscheiden; es genügt an den Rotnervenfaktor zu erinnern. Für gewisse Eigenschaften, wie eben die Rotnervigkeit, können die Konstruktionen von Heribert-Nilsson sehr wohl ihre Berechtigung haben. Die Spaltungserscheinungen kommen eben durch Austausch zwischen den beiden in ihrem wesentlichen Bestand häufig unverändert bleibenden Komplexen zustande, und die Abänderungen, die in den meisten Mutanten den *Lamarckiana*-Typus zur Hauptsache unangetastet lassen, sind fast geringfügiger, als wir zu erwarten geneigt sind. Ein Mittel der Analyse, das Heribert-Nilsson nicht angewendet hat, darf jedenfalls in Zukunft bei den Mutanten der *O. Lamarckiana*

¹⁾ Bei einem allgemeineren Versuch einer „mendelschen Erklärung der Verlustmutanten“ (1916) rechnet er mit der Kombination von Polymerie und Koppelung.

²⁾ Für den Versuch, die Koppelungsverhältnisse zahlenmäßig zu fassen, z. B. für das *punctilacta*-Beispiel den Wert von n in der Relation n P-*velans* : 1 p-*velans* : 1 P-*rubens* : n p-*rubens* zu bestimmen, falls der Wert überhaupt konstant ist, ist der Umfang meiner Kulturen noch viel zu klein.

nicht unversucht bleiben: die Kreuzung mit Arten wie *O. biennis*, *muricata*, *suaveolens*, durch die wir über den Zustand der Komplexe *gaudens* und *velans* in günstigen Fällen wichtige Aufschlüsse erhalten können.

Wollen wir wieder die Anknüpfung an zytologische Vorgänge versuchen, so können wir uns vorstellen, daß weit abweichende Keimzelltypen durch Austausch ganzer Chromosomen zwischen den antagonistischen Chromosomensätzen entstehen, geringfügige Abweichungen durch Austausch von Chromosomenteilen zustande kommen.

9. Die Faktorenkomplexe einiger von de Vries verwendeten Arten.

Nach den ausführlichen Studien von de Vries ist die von ihm benutzte *O. biennis* ebenso streng heterogam wie *O. muricata*. Die Kreuzung *O. biennis* \times *Lamarckiana* hat ihm immer die Zwillinge *laeta* und *velutina* gebracht, nicht dazu noch den Typus der reziproken Kreuzung, den wir *fallax* genannt haben. Als heterogam beschreibt er außerdem *O. biennis*-Chicago. Diese Art bringt, wenn ihr Pollen zur Bestäubung der *O. Lamarckiana* herangezogen wird, die Zwillinge *laeta* und *velutina* hervor, sie besitzt also im Pollen einen Komplex, der dem *albicans*-Komplex der *biennis*-Eizellen verwandt ist. Die reziproke Kreuzung *O. biennis*-Chicago \times *Lamarckiana* ist ebenfalls zweiförmig, und die Bastardzwillinge werden von de Vries als *densa* und *laxa* bezeichnet. Die *laxa*, mit schmälern Blättern und zurückgebogenen rinnigen Brakteen muß die *velans*-Kombination sein, also einer *velutina* bzw. *fallax* entsprechen; sie hat nach der Fig. 61, S. 146, bei de Vries (1913) viel Ähnlichkeit mit *O. (Lamarckiana* \times *suaveolens*) *suavi-velutina*. Sie dürfte unter allen Umständen rote Tupfen am Stengel und an den Fruchtknoten besitzen. Der Name *laxa* für unseren *fallax*-Typus konnte deswegen nicht gewählt werden, weil die Fruchtfähren der *fallax* außerordentlich dicht sind. Die *densa*, mit breiteren Blättern und abstehenden welligen Brakteen (nach der Fig. 62, S. 147, bei de Vries 1913 zu schließen), ist die *gaudens*-Kombination, entspricht also einer *laeta*-Form. Falls *O. biennis*-Chicago am Stengel nicht rot getupft ist, muß die *densa* ebenfalls ungetupft sein. Die beiden Komplexe der Art sind nach dem Befund von de Vries heterogam, doch nicht ganz streng (vergl. oben S. 235 über die metaklinen Bastarde). — Als *densa* und *laxa* bezeichnete Zwillingbastarde beschreibt de Vries auch von der Kreuzung *O. cruciata* \times *Lamarckiana*. Die reziproke Kreuzung liefert eine nickende *gracilis*-Form.

Für de Vries beruht die Fähigkeit der *O. Lamarckiana* das Bastardpaar *laeta* und *velutina* einerseits und das Paar *densa* und *laxa* andererseits

hervorzubringen auf verschiedenen Qualitäten der Spezies, auf dem Vorhandensein verschiedener mutabler, labiler Pangene. Wir sehen in dem Auftreten der beiden Bastardpaare die Äußerung einer und derselben Eigenschaft, nämlich der Zusammensetzung aus den Komplexen *gaudens* und *velans*, und die Verschiedenheiten zwischen den jeweils einander entsprechenden Zwillingsformen, zwischen *laeta* und *densa* hier und zwischen *velutina* und *laxa* bzw. *fallax* dort, führen wir auf die Verschiedenheit der Komplexe zurück, die mit dem betreffenden Komplex der *O. Lamarckiana* verbunden werden. Noch größer ist der Unterschied zwischen den von de Vries *gracilis* genannten Formen und den ihnen von seiten der *O. Lamarckiana* wahrscheinlich entsprechenden *velutina*- bzw. *laxa*-Typen. Für uns zerlegen sich die in den verschiedenen Spezies vertretenen Komplexe vorderhand in drei Gruppen: 1. solche, die mit *O. Lamarckiana* die Zwillinge *laeta* und *velutina* geben, also *rigens* ♀ in *muricata*, *albicans* ♀ in *biennis* und in *suaveolens*, der Pollenkomplex in *biennis*-Chicago; 2. solche, die mit *O. Lamarckiana* die Zwillinge *densa* und *laxa* bzw. *fallax* erzeugen, also *rubens* ♀ ♂ in *biennis*, *flavens* ♀ ♂ in *suaveolens*, der Eizellenkomplex in *biennis*-Chicago und in *cruciata*; 3. solche, die nickende *gracilis* geben, also *curvans* ♂ in *muricata*, der Pollenkomplex in *cruciata*. Der *gaudens*-Komplex der *O. Lamarckiana* ist zweifellos der *rubens*-Gruppe nächst verwandt, *velans* hat wohl am meisten Ähnlichkeit mit *rigens*.

Die isogamen Arten *O. Hookeri*, *Cockerelli* und *strigosa*, mit denen de Vries experimentiert hat, interessieren uns natürlich vorzugsweise in dem Sinn, daß wir zu erfahren wünschen, ob sie wie normale Arten homozygotisch sind. In erster Linie ist deshalb der Zustand der durch Selbstbefruchtung gewonnenen Samen zu prüfen. Bei *O. Hookeri* (Samen, nicht Früchte, von Herrn Prof. de Vries) habe ich unter 50 Samen keinen einzigen tauben gefunden; de Vries selber (1916 b, S. 244, 245) zählt bei *O. Hookeri* 91—97%, bei *O. Cockerelli* 79—89% keimhaltiger Samen. Die reziproken Kreuzungen zwischen diesen Arten sollen keine vollkommen identischen Bastardtypen liefern, ebenso die Kreuzungen mit der isogamen *O. Lamarckiana*. Besonders die Bastarde zwischen *O. Lamarckiana* und *O. Hookeri* sind beträchtlich verschieden, je nachdem die eine oder die andere Art Mutter ist (de Vries 1913, S. 60, 116). Von reziproken Kreuzungen, die nach den beteiligten Komplexen identisch sind, haben wir im vorausgehenden sechs kennen gelernt: die *fallax* aus *O. Lamarckiana* × *biennis* und reziprok, die *fallax* und *subfallax* aus *O. rubrinervis* × *biennis* und reziprok, die *flava* aus *O.*

suaveolens \times *biennis* und reziprok, die *suavilacta* und die *suavivelutina* aus *O. Lamarckiana* \times *suaveolens* und reziprok. In allen diesen Fällen schienen die reziprok entstandenen Formen einander vollkommen gleich, mit Ausnahme der *flava*, die schwächer ist, wenn sie als *biennis* \times *suaveolens* entsteht, etwas stärker und reicher verzweigt, wenn sie als *suaveolens* \times *biennis* gebildet wird. Honing (1911, S. 244) findet die *blanda* aus den reziproken Kreuzungen in den meisten Charakteren identisch, doch die Bruchstärke des Holzes bei *O. Lamarckiana* \times *rubrinervis* zu 1,27 kg für 1 qmm, bei *O. rubrinervis* \times *Lamarckiana* zu 0,71 kg. Nach der Schilderung von de Vries sind die Unterschiede zwischen den aus seinen isogamen Arten gewonnenen reziproken Bastarden recht ausgesprochen, und genaue Messungen würden vielleicht auch zwischen den Bastardtypen, die mir vollkommen gleich schienen, leichte Differenzen aufdecken. Absolute Gleichheit zwischen reziproken Hybriden kann ja nur dann bestehen, wenn dem Zytoplasma der Eizelle gar kein Einfluß auf den Phänotypus des Bastardes zukommt. Und das ist nicht einmal wahrscheinlich. Das Eiplasma ist für die teils dem Ei selber, teils dem Pollen entstammenden Kernelemente mindestens Umwelt, Substrat, und wenn dieselbe durch Bastardierung konstruierte Chromosomenkombination $a \cdot b$ das eine Mal im Plasma von a , das andere Mal in dem von b lebt, so brauchen die aus den beiderlei Eizellen sich entwickelnden reziproken Bastardtypen einander nicht vollkommen zu gleichen. Es werden ja wohl Wechselwirkungen zwischen Plasma und Chromatin sich einstellen, vielleicht wird vorzugsweise das Plasma vom Kern aus modifiziert, aber deswegen brauchen die Plasmen a und b einander nicht bis zur völligen Gleichheit angeähneln zu werden¹⁾.

Von den isogamen Arten hat de Vries die *O. Hookeri* am genauesten studiert. Sie gibt in der Verbindung *O. Hookeri* \times *biennis*, also als *Hookeri* \cdot *rubens*, einen Bastard *rubiennis*, der bei Selbstbestäubung in *rubiennis* und *Hookeri* spaltet (1913, S. 104). Wir finden hier also einmal die (fast?) reine Abspaltung einer Elterform aus einem Bastard. Bei Kreuzung der *O. Hookeri* mit *Lamarckiana*, und zwar nach beiden Richtungen, treten die Zwillinge *laeta* und *velutina* in der ersten Generation auf. Die *velutina* bleibt bei Selbstbestäubung konstant, die *laeta* dagegen soll dauernd *velutina* abspalten (S. 131). Die Beob-

¹⁾ Auf die Theorie der „Anlagenschwächung“ von A. v. Tschermak (1917) können wir hier nicht eingehen. — Ganz unmöglich ist es, die Verschiedenheit der von *O. muricata* ♀ und ♂ erzeugten Bastarde auf dieselbe Ursache zurückzuführen wie die schwachen Unterschiede zwischen den reziproken Verbindungen isogamer Komplexe.

achtung wäre für die Aufklärung des Verhältnisses zwischen den Komplexen *gaudens* und *velans* der *O. Lamarckiana* von großer Bedeutung, ich zweifle aber daran, daß de Vries seinen Befund richtig gedeutet hat. Die *velutina* scheint nämlich der *Hookeri* recht ähnlich zu sein, und die aus der *laeta* abgespaltene „*velutina*“ entspricht vielleicht in Wirklichkeit der aus *rubienis* abgespaltenen *Hookeri*. Wir stoßen immer wieder auf die Ähnlichkeit zwischen dem *rubens*-Komplex des *biennis*-Pollens und dem *gaudens*-Komplex der *Lamarckiana*, und so hat ein ähnliches Verhalten von *Hookeri*·*rubens* und *Hookeri*·*gaudens* nichts Auffallendes.

Über das vom Standpunkt meiner Hypothese als kaum möglich zu erachtende Auftreten von *velutina* aus *laeta*-Formen berichtet de Vries noch an anderer Stelle (1913, S. 139). *O. (biennis* × *Lamarckiana*) *laeta* × *Hookeri* soll 94% *laeta* und 6% *velutina* geben. Ich vermute, daß diese „*velutina*“ in Wirklichkeit dem schmalblättrigen, *velutina*-ähnlichen (S. 81, Fig. 36), von de Vries wie die *velutina* zu seinem *Conica*-Typus gerechneten Bastard *O. biennis* × *Hookeri* entspricht. Die Eizellen der *laeta* aus *biennis* sind teils *gaudens* teils *albicans*, der genannte Bastard kann also sehr wohl als *albicans*·*Hookeri* gebildet werden. — *O. (muricata* × *Lamarckiana*) *laeta* × *Hookeri* soll gar 39% *velutina* neben 61% *laeta* geben. Ich vermute wieder, daß die „*velutina*“ tatsächlich als *rigens*·*Hookeri* entsteht und mit dem Bastard *O. muricata* × *Hookeri* identisch sein müßte, der ebenfalls der *O. Hookeri* und den *velutina*-Formen ähnlich ist (S. 81, Fig. 37).

Um die aus Verbindungen von *laeta* mit *O. biennis*-Chicago gewonnenen „*velutina*“ (S. 139) ist es jedenfalls ähnlich bestellt. De Vries legt eben bei der Vergleichung von *laeta* und *velutina* das Hauptgewicht auf die Blattbreite und nennt deswegen in den fraglichen Kreuzungen alles was breitblättrig ist *laeta* und alles was schmale Blätter hat *velutina*.

Im Vorbeigehen mögen noch zwei Arten erwähnt werden, mit denen Atkinson kürzlich experimentiert hat. Er findet in der Kreuzung *O. pycnocarpa* × *nutans* Zwillinge, die er *nutella* und *pycnella* nennt, in der reziproken Verbindung *O. nutans* × *pycnocarpa* Drillinge, nämlich außer den schon genannten beiden Formen noch eine dritte, *tortuosa*. Meine Erklärung ist die: *O. nutans* ist halb heterogam und hat die Formel $a \text{ ♀} \cdot b \text{ ♂}$, *O. pycnocarpa* ist isogam und hat die Formel $c \text{ ♀} \cdot d \text{ ♂}$. *O. pycnocarpa* × *nutans* gibt $c \cdot b = \textit{nutella}$ und $d \cdot b = \textit{pycnella}$, *O. nutans* × *pycnocarpa* gibt $a \cdot c = \textit{tortuosa}$, $b \cdot c = \textit{nutella}$, $b \cdot d = \textit{pyc-}$

nella, und eine nicht lebensfähige Form a.d. Abgesehen von dem Fehlen der vierten Bastardform verhalten sich also *O. pycnocarpa* und *nutans* zueinander wie *O. Lamarckiana* und *suaveolens*; sie verhalten sich damit genau so wie *O. Lamarckiana* und meine *O. biennis*.

10. Das Verhältnis einiger Mutanten von *O. Lamarckiana* und *O. biennis* zu den Mutterarten.

Nachdem in der typischen *Lamarckiana* zwei dauernd getrennte Komplexe von Charakteren unterschieden werden konnten, muß der Versuch gemacht werden ein Urteil darüber zu gewinnen, welche Veränderungen der Komplexe das Wesen der „Mutanten“ in ihrem Verhältnis zur Stammform ausmachen. Fürs erste muß entschieden werden, ob die bei der „Mutation“ aufgetretenen Änderungen des Genotypus den *gaudens*- oder den *velans*-Komplex betroffen haben oder beide. Aus eigener Anschauung kann ich vorerst nur über die *rubrinervis* reden. Über die *nanella* läßt sich dem reichen von de Vries mitgeteilten Material fast alles entnehmen, was wir zu wissen brauchen, für die meisten übrigen Mutanten fehlt vorerst jede Möglichkeit einer Analyse. Einen besonderen Typus von Mutanten dürften die Glieder der *gigas*- und der *lata*-Gruppe insofern darstellen, als die primäre Veränderung, die der „Mutation“ zugrunde liegt, nach den neuen Untersuchungen und Überlegungen von Winkler (1916) wohl doch in den bekannten Abweichungen der Chromosomenverteilung von der Regel zu suchen ist, trotz der Kritik, die z. B. von Heribert-Nilsson, von Stomps an dieser Auffassung geübt worden ist.

a) Die Mutanten der *lata*-Gruppe.

Die *lata*-Formen besitzen soweit untersucht sämtlich 15 Chromosomen statt 14. Sie müssen also durch Zusammentreffen einer mutierten achtchromosomigen Keimzelle mit einer normalen siebenchromosomigen entstehen und bilden selber Keimzellen teils mit sieben teils mit acht Chromosomen. Aus der Kreuzung der eigentlichen *lata* mit *Hookeri* ♂ gingen in Versuchen von de Vries (1913, S. 252) sowohl *laeta* als *velutina* vom *lata*-Typus hervor. Das überzählige Chromosom kann also in der einmal gebildeten Mutante sowohl dem *gaudens*- wie dem *velans*-Komplex zugeteilt werden, und auch die mutierten achtchromosomigen Keimzellen der *O. Lamarckiana* können vielleicht bald dem *gaudens*-bald dem *velans*-Typus angehören. Daß verschiedene *lata*-Formen zu

erwarten sind, leuchtet ein. Denn die überzähligen Chromosomen können von Fall zu Fall verschiedene Erbqualitäten tragen, schon wenn wir etwa lauter solche Fälle vergleichen, in denen dem *velans*-Komplex immer ein *gaudens*-Chromosom angegliedert wird. Hat die mutierte Keimzelle *gaudens*-Charakter, so muß das überzählige Chromosom dem *velans*-Komplex entstammen. Für die in *lata* mutierten Zygoten von *O. Lamarckiana* gilt, daß in ihnen jedes der 14 Chromosomen doppelt, als Nr. 15, vorhanden sein kann; Individualität der Chromosomen angenommen, sind also theoretisch 14 verschiedene *lata*-Formen möglich allein nach den chromosomalen Verhältnissen, falls sämtliche Chromosomen des *gaudens*-Komplexes von denen des *velans*-Komplexes verschieden sind. Die betreffenden Keimzellen bzw. Zygoten können aber zudem noch in anderem Sinn mutiert sein, auf dieselbe Weise wie bei Mutanten mit der normalen Chromosomenzahl, d. h. durch crossing over, und so ist zu erwarten, daß alle möglichen Formen in *lata*-Prägung zur Entstehung kommen. Diese Erwartung scheint durch die Erfahrung bestätigt. De Vries hat ja schon 1909 (S. 415) eigentliche *lata* und *semilata* unterschieden, Gates findet die Grenze zwischen beiden Formen unscharf (1914, S. 530), doch ausgesprochene *semilata* ziemlich in der Mitte zwischen *lata* und *Lamarckiana* stehend, und Frl. Lutz (1910) hat unter den 15-chromosomigen Individuen, die sie untersuchte, eine ganze Anzahl distinkter Typen unterscheiden können. — Die Annahme, die Stomps (1916, S. 133) zu widerlegen sich bemüht, daß der 15-Zahl der Chromosomen eine ganz besondere „Statur“ entspreche, wird wohl von keinem der Autoren gemacht, die die abweichende Chromosomenzahl für die primäre Ursache der Mutation halten, deswegen, weil die betreffenden Autoren qualitative Verschiedenheit der einzelnen Chromosomen eines haploiden Satzes annehmen. — Die *lacta-lata* ist in den Versuchen von de Vries viel seltener aufgetreten als die *velutina-lata*¹⁾. Es besteht also entweder eine

¹⁾ Auch de Vries (1917 a, S. 134) legt hierauf Gewicht. Es könnte ja sein, daß die betreffenden *lata*-Formen aus mit einem *gaudens*-Chromosom ausgestatteten *velans*-Keimzellen hervorgegangen sind und daß bei der Reduktionsteilung dieses Chromosom öfter dem *velans*- als dem *gaudens*-Komplex zugeteilt wird. Mit diesem größeren Quantum *gaudens* könnte die gesteigerte Blattbreite der meisten *lata*-Formen zusammenhängen. Zu der *lata*-Gruppe gehört aber nach der Chromosomenzahl auch die von Gates (1915) aufgefundene *incurvata* mit schmalen Blättern (zitiert nach Winkler 1916, S. 519). Hier könnte das überzählige Chromosom von dem „schmalblättrigen“ *velans*-Komplex stammen. Es wäre wichtig zu erfahren, ob in den Keimzellen dieser Form das 15. Chromosom vorzugsweise an den *gaudens*-Komplex gebunden erscheint; darauf wäre zu schließen, wenn in Kreuzungen die *lacta-lata* häufiger erschiene als die *velutina-lata*.

gewisse Abstoßung zwischen dem *gaudens*-Komplex und dem überzähligen Chromosom, oder die *lata-lata* erleidet leicht Entwicklungsstörungen. — Eine *fallax* von unzweifelhaftem *lata*-Charakter, rotnervig, habe ich unter der ersten Generation von *O. Lamarckiana* \times *biennis* gefunden; sie wird aus einer *velans*-Keimzelle hervorgegangen sein, die als achttes Chromosom ein *gaudens*-Element enthielt.

b) Die Mutanten der *gigas*-Gruppe.

Die de Vriessche Mutante *Lamarckiana-gigas* mit 28 Chromosomen hat die roten Tupfen des *velans*-Komplexes¹⁾, aber sehr breite Blätter, enthält also wohl auch den *gaudens*-Komplex. Was die Entstehung der Mutante betrifft, so hat für mich am meisten Wahrscheinlichkeit die Annahme, daß die diploiden Keimzellen, durch deren Zusammentreten die tetraploide *gigas* ins Leben gerufen wird, beiderseits (*gaudens* + *velans*) sind, daß die Formel der neuen Bildung also (*gaudens* + *velans*) • (*gaudens* + *velans*) zu schreiben ist. Es ist ja wahrscheinlicher, daß der Doppelkomplex (*gaudens* + *velans*) homozygotisch verwirklicht wird, als daß in den Keimzellen die als Zygoten untauglichen Verbindungen (*gaudens* + *gaudens*) und (*velans* + *velans*) funktionsfähig sind. Damit ist angenommen, daß die diploiden Keimzellen unter Überspringung der Reduktionsteilung gebildet werden, nicht ihre doppelte Chromosomenzahl durch nachträgliche Verdoppelung der Haploidzahl erhalten, wie Stomps will (1916, S. 157).

Zwei verschiedene echte, d. h. tetraploide Riesentypen dürften, wenn meine Vermutung richtig ist, in der Nachkommenschaft eines diploiden Individuum nicht gefunden werden. Nun hat Heribert-Nilsson drei Riesenformen beschrieben, die er als *gigantea*, *excelsa* und *stricta* unterscheidet (1915, S. 54), und in seinem Stammbaum I (S. 72) erzeugen zwei *Lamarckiana*-Individuen je *excelsa* und *stricta* nebeneinander. Die Chromosomenzahlen der schwedischen Riesenmutanten sind noch nicht bekannt. Wenn *excelsa* und *stricta* als tetraploid sich erweisen, ist meine Annahme von der gametischen Struktur der *gigas*-Formen falsch, oder es ist sogar das ganze Problem der Tetraploidie der Riesentypen im Sinne von Heribert-Nilsson und von Stomps aufzufassen, die in der Chromosomenzahl eine sekundäre Wirkung der veränderten genotypischen Konstitution sehen, statt für die Veränderung des Geno-

¹⁾ Der Ansicht von de Vries (1917 a, S. 134), daß der *gigas* der *velutina*-Anteil fehlt kann ich mich also nicht anschließen.

typus die Verdoppelung der Chromosomenzahl verantwortlich zu machen, wie Gates und Winkler tun. *Stricta* und *excelsa* spalten aber *Lamarckiana* ab, sind also vielleicht triploide *semigigas*-Formen, und solche sind natürlich von einer und derselben Mutterpflanze als *(gaudens + velans) · gaudens* und als *(gaudens + velans) · velans* möglich, wobei außerdem noch die haploiden Keimzellen mutiert sein, Mittelbildungen zwischen *gaudens* und *velans* darstellen können. Die dritte Riesenform von Heribert-Nilsson, die *gigantea*, spaltet keine *Lamarckiana* ab und ist vielleicht tetraploid.

Die aktiven Keimzellen der *O. gigas* de Vries dürften zur Hauptsache den Typus *(gaudens + velans)* wiederholen. Zwillinge, die der *laeta* und der *velutina* entsprechen, können dann in den Kreuzungen mit *O. biennis* usw. nicht auftreten, und tatsächlich soll die Nachkommenschaft immer einförmig sein (de Vries 1913, S. 180 u. ff.)¹⁾; augenscheinlich entsprechen die betreffenden Bastarde weder den *laeta*- noch den *velutina*-Formen, sondern sind eigentliche „*Lamarckiana*“-Bastarde, nicht Bastarde eines ihrer Komplexe. Der Verlust der „Labilität des *laeta*-Pangens“, der bei der Mutation der *O. Lamarckiana* in *O. gigas* eintreten soll (de Vries, Stomps), würde sich so auf einfache Weise erklären. Wie sich der diploide Komplex zu seinen Komponenten verhält, muß einerseits an den Kreuzungen mit *O. Lamarckiana*, andererseits an den Verbindungen mit *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* und *velutina* geprüft werden. Daß hier lehrreiche Aufschlüsse über die Wirkung der quantitativen Faktoren- und Chromosomenverhältnisse zu erwarten sind, liegt auf der Hand, denn unter günstigen Umständen wird es möglich sein, die triploiden *semigigas*-Kombinationen *(gaudens + velans) · gaudens* und *(gaudens + velans) · velans* zu vergleichen.

Wenn in den Keimzellen nur Faktorenkombinationen gebildet würden, die dem ursprünglichen Doppelkomplex *(gaudens + velans)* genau entsprechen, dann wäre *O. gigas* eine streng homozygotische Form und müßte die Variabilität der heterozygotischen *O. Lamarckiana* ganz verloren haben. Tatsächlich ist *O. gigas* sogar stärker variabel als die Stammart. Heribert-Nilsson hat diese Variabilität der de Vriesschen Mutante ausführlich geschildert (1912, S. 140 u. ff.) und, wie andere Autoren, besonders das Vorkommen schmalblättriger und selbststeriler Typen hervorgehoben. Auch mir sind in Kulturen von sehr geringem

¹⁾ Davis 1910 b, S. 109, findet *muricata × gigas* zweiförmig, seine *muricata* ist aber mit der holländischen heterogamen Rasse nicht identisch.

Umfang dieselben Abweichungen vom klassischen *gigas*-Typus mehrfach zu Gesicht gekommen. De Vries kennt die Erscheinung natürlich auch und verschweigt sie auch nicht, hat ihr aber kein großes Gewicht beigelegt. Mir scheint die auffallende Inkonstanz darauf hinzuweisen, daß die Chromosomen bei der Reduktionsteilung, selbst wenn die Zahl beibehalten bleiben sollte, sehr unregelmäßig verteilt werden, so daß die Keimzellen gelegentlich ein größeres Quantum von *velans* als von *gaudens* oder umgekehrt erhalten. Die schmalblättrigen Typen sind vielleicht dadurch gekennzeichnet, daß in ihnen der *velans*-Komplex gegenüber *gaudens* stark vorwiegt; wir wissen ja, daß die *velutina*-Bastarde schmalere Blätter haben als die *laeta*-Bastarde. Die auch bei *gigas* nicht fehlenden tauben Samen (Renner 1914, S. 138; de Vries 1916 b, S. 262) sind wohl, wenigstens zum Teil, wie sonst ganz untaugliche zygotische Kombinationen.

Ein Beleg für die vorgetragene Hypothese über die Struktur der *gigas* ist das Verhalten der unten (S. 266) zu erwähnenden *gigas-nanella*. Kreuzungsversuche, bei denen das wirkliche oder scheinbare Fehlen einer *laeta-velutina*-Spaltung sorgfältig zu prüfen ist, müssen über allerhand strittige Punkte in der Auffassung der *gigas*-Mutation sicheren Aufschluß bringen. — Bei der Analyse der *O. biennis-gigas* wäre vor allem darauf zu achten, ob reziproke Kreuzungen dieser Riesenform mit isogamen Komplexen untereinander identisch sind, wie es zu erwarten ist, falls die Keimzellen dieses *gigas*-Typus die Konstitution (*albicans* + *rubens*) haben.

Daß die Neigung der Önotheren diploide Keimzellen zu bilden¹⁾ mit ihrer Heterozygotie zusammenhängt, ist nicht von der Hand zu weisen. Federley hat ja bei gewissen Schmetterlingsartbastarden das Ausbleiben der Meiose bei den Reifeteilungen als Norm gefunden.

c) *O. Lamarckiana-brevistylis*.

Die Mutante *brevistylis* ist durch sehr kurze Griffel ausgezeichnet, die bei Kreuzung mit der Stammart sich rezessiv verhalten und in der F₂ typische Mendelspaltung bedingen. Der *brevistylis*-Charakter wird also nur sichtbar, wenn er homozygotisch vorhanden ist, d. h. wenn die beiden Komplexe *gaudens* und *velans* in gleichem Sinn verändert sind.

¹⁾ *Gigas*-Formen sind bis jetzt bekannt bei *O. Lamarckiana*, *biennis*, *atrovirens* (= *cruciata* de Vries), *stenomeres*, *pratincola*; vergl. Stomps, 1916, S. 130. Die beiden letztgenannten Arten mutieren nach Bartlett auch sonst, sind also sicher auch heterozygotisch.

Danach ist zu erwarten, daß die beiden Zwillinge *laeta* und *velutina* mit *breristylis*-Ausprägung auftreten können. Das ist nach der Mitteilung von de Vries (1913, S. 189) der Fall. Aus Kreuzungen der Mutante mit *O. biennis*, *muricata*, *Cockerelli* als Müttern gehen normale *laeta*- und *velutina*-Pflanzen hervor, und beide Zwillinge spalten in F_2 etwa 25 % *breristylis*-Formen ab. Aus diesen Erfahrungen ist zu schließen, daß in der Mutante der *breristylis*-Faktor beiden Komplexen zukommt, und daß der Faktor auf die von den gekreuzten Arten stammenden Komplexe, also z. B. auf *albicans* und *rigens*, übertragen wird.

d) Die Zwergformen.

aa) *O. Lamarckiana-nanella*.

Worauf der Zwergcharakter der bei *O. Lamarckiana* und *biennis* beobachteten *nanella*-Formen beruht, kann noch nicht erörtert werden. Nur über die Beziehungen des Zwergfaktors zu den Elementarkomplexen der *O. Lamarckiana* können wir aus dem reichen Züchtungsmaterial von de Vries Schlüsse ziehen. Die wichtigsten Daten sind folgende: Werden *O. Lamarckiana* und *nanella* miteinander gekreuzt, einerlei in welcher Richtung, so besteht die Nachkommenschaft aus *Lamarckiana* und *nanella*. Wird *O. muricata* ♀ mit *nanella* ♂ gekreuzt, so entstehen in F_1 nur hohe Pflanzen, und zwar *laeta* und *velutina*; von den Zwillingen bleibt die *laeta* bei Selbstbestäubung konstant hoch, die *velutina* spaltet dauernd Zwerge ab, die ihrerseits konstant Zwerge erzeugen. Die einfachste Deutung für diese Erscheinungen ist folgende: Der Zwergcharakter hängt am *velans*-Komplex, *gaudens* ist unverändert¹⁾. Die Formel für *O. nanella* ist also *gaudens* ♀ · *nanovelans* ♀ ♂, und der *nano*-Faktor im *velans*-Komplex dominiert über das Gen für hohe Statur in *gaudens*. Aus der Kreuzung *Lamarckiana* × *nanella* gehen hervor *gaudens* · *nanovelans* = *nanella* und *velans* · *gaudens* = *Lamarckiana*. In der Kreuzung *nanella* × *Lamarckiana* entsteht die *nanella* als *nanovelans* · *gaudens*, die *Lamarckiana* als *gaudens* · *velans*. Die Verbindungen *velans* · *nanovelans* und reziprok sind nicht lebensfähig. Woher die außerordentlich hohe Variabilität des Zahlenverhältnisses zwischen den hohen und den verzweigten Individuen kommt (vergl. S. 217), ist noch rätselhaft²⁾. — Weiter: Die *muricata* liefert in ihren

¹⁾ De Vries kommt (1917 a, S. 134) zu demselben Schluß, „daß die Zwergmutationen in den *velutina*-Gameten von *O. Lamarckiana* stattzufinden pflegen“.

²⁾ Die Variabilität kann davon herrühren, daß das Zahlenverhältnis zwischen den zur Befruchtung gelangenden *nanovelans*- und *gaudens*-Pollenschläuchen variiert. Wenn

Eizellen den *rigens*-Komplex. Die *laeta* als *rigens* · *gaudens* muß natürlich hochwüchsig sein. Die *velutina* als *rigens* · *nanovelans* hat zunächst ebenfalls hohe Statur, der Zwergcharakter ist also *rigens* gegenüber rezessiv. In F_2 entstehen *velutina*-Zwerge, die im Zwergfaktor homozygotisch sein müssen. Der Zwergfaktor ist also auf den *rigens*-Komplex übergegangen, die Formel für die „*murinella*“-Zwerge, die wir *nanovelutina* nennen wollen, ist *nanorigens* ♀ · *nanovelans* ♀♂. Außer den beiden *nano*-Komplexen müssen in den Keimzellen der (*muricata* × *nanella*) *velutina* auch noch *rigens* ♀ und *velans* ♀♂ auftreten; der Komplex *nanorigens* wird sich ja nur auf Kosten eines *nanovelans*-Komplexes bilden können, der in *velans* übergeht. Falls alle diese Komplexe in den Keimzellen der *velutina* aktiv sind und lebensfähige Zygoten ergeben, müßten wir in der F_2 der *velutina* finden: *nanorigens* · *nanovelans* = *nanovelutina* (*murinella*), *nanorigens* · *velans* = spaltende? *velutina*, *rigens* · *nanovelans* = spaltende *velutina*, *rigens* · *velans* = hohe nicht spaltende *velutina*. De Vries findet 62% *nanovelutina* und 38% *velutina*, von der die geprüften Individuen spalteten (S. 220). Daß uns das Fehlen einer erwarteten Form nicht schrecken darf, dafür haben wir schon genug Beispiele. Es soll also versucht werden auf Grund der gemachten Annahmen auch die übrigen Verbindungen durchzusprechen, über die de Vries berichtet, und zwar in der Reihenfolge, wie sie de Vries gewählt hat (1913, S. 221 u. ff.).

O. nanella × *nanovelutina* (S. 221) gibt nur breitblättrige Zwerge. Erwartung: *gaudens* · *nanovelans* = *nanella*; *nanovelans* · *nanovelans* schlägt natürlich fehl¹⁾.

O. Lamarckiana × *nanovelutina* (S. 221) gibt 95% breitblättrige Zwerge und 5% hohe Exemplare. Erwartung: *gaudens* · *nanovelans* = *nanella*. Die hohen Exemplare könnten aus mutierten Keimzellen stammen, denen gegenüber der Zwergcharakter rezessiv ist. Die Theorie der labilen Pangene von de Vries verlangt hohe Individuen, aber in größerer Zahl.

O. nanovelutina × *Lamarckiana* (S. 221) gibt 8% breitblättrige Zwerge, 60% hohe *velutina*, 32% hohe *laeta*. Erwartung: *nanovelans* · *gaudens* = *nanella*; *nanorigens* · *gaudens* = *laeta*, wohl zwergig; *nanorigens* · *velans* = hohe *velutina* (wahrscheinlich spaltend). Daß die *laeta* hohe Statur hat, ist nicht zu verstehen.

O. muricata × *nanovelutina* (S. 221) gibt hohe *velutina*. Erwartung: *rigens* · *nanovelans* = spaltende hohe *velutina*. In F_2 tatsächlich 45% *velutina* und 55% Zwerge.

O. (muricata × *nanella*) *laeta* × *nanella* (S. 222) gibt etwa 50% Zwerge vom *laeta*-Typus, die hohen Nachkommen sind teils *laeta*, teils *velutina*. Erwartung: *rigens* ·

die bei trübem Wetter gebildeten Früchte weniger Zwerge hervorbringen als die bei sonniger Witterung entstandenen (de Vries 1915 c, S. 465), so heißt das wohl, daß bei trübem Wetter verhältnismäßig weniger *nanovelans*-Schläuche die Befruchtung vollziehen.

¹⁾ Die ausfallenden Kombinationen werden im folgenden nicht aufgeführt werden.

gaudens — hohe *laeta*; *rigens* • *nanovelans* = hohe, spaltende *velutina*; *gaudens* • *nanovelans* = *nanella*. Wir glauben also, daß die Zwerge reine *nanella* waren, nicht *laeta*; es ist hier daran zu erinnern, daß de Vries auch bei anderen Kreuzungen die auftretende *Lamarckiana* als *laeta* anspricht (vergl. oben S. 212, 214).

O. (muricata × *nanella*) *laeta* × *nanovelutina* (S. 222) gibt etwa 50% Zwerge vom *laeta*-Typus und 50% hohe, spaltende *velutina*. Erwartung: *rigens* • *nanovelans* = hohe, spaltende *velutina*; *gaudens* • *nanovelans* = *nanella*. Die „*laeta*“-Zwerge dürften auch hier *nanella* gewesen sein. Daß „eine Assoziation der Zwergmerkmale mit denen der *laeta*“ vorliegt, „wie solche öfter vorkommt“, glaube ich nicht.

O. (muricata × *nanella*) *laeta* × *Lamarckiana* (S. 222) gibt 58% hohe *laeta* und 42% hohe *velutina*. Erwartung: *rigens* • *gaudens* = *laeta*; *rigens* • *velans* = *velutina*; *gaudens* • *velans* = *Lamarckiana*. De Vries dürfte die *Lamarckiana* mit der *laeta* zusammengefaßt haben, wie bei der entsprechenden Kreuzung *O. (biennis* × *Lamarckiana*) *laeta* × *Lamarckiana* (vergl. oben S. 212).

O. (muricata × *nanella*) *laeta* × (*muricata* × *Lamarckiana*) *velutina* (S. 222) gibt 57% hohe *laeta* und 43% hohe *velutina*. Erwartung: *rigens* • *velans* = *velutina*; *gaudens* • *velans* = *Lamarckiana*. Die *Lamarckiana* hat de Vries wieder als *laeta* angesprochen.

O. nanovelutina × *O. (muricata* × *nanella*) *laeta* (S. 222) gibt 100% Zwerge. Erwartung: *nanovelans* • *gaudens* = *nanella*; *nanorigens* • *gaudens* = zwerge *laeta*. Nach dem Ergebnis der Kreuzung *nanovelutina* × *Lamarckiana* müßte eine hohe *laeta* auftreten. De Vries selber erwartet nach seiner Theorie der labilen Pangene eine hohe Form, für deren Ausbleiben er keine recht plausible Erklärung hat (S. 222/23).

O. nanella × *O. (muricata* × *nanella*) *laeta* (S. 222) gibt wieder nur Zwerge. Erwartung: *nanovelans* • *gaudens* = *nanella*. De Vries erwartet nach seiner Theorie auch hier Spaltung in hohe *laeta* und Zwerge. Nach unserer Hypothese kann hohe *laeta* nicht auftreten, weil *gaudens* • *gaudens* fehlschlagen muß.

O. nanella × *O. (muricata* × *Lamarckiana*) *laeta* (S. 223) gibt wieder nur Zwerge. Die Übereinstimmung mit dem Ergebnis der vorher aufgeführten Kreuzung ist nach unserer Annahme selbstverständlich, weil die *laeta* aus der *nanella* mit der aus der *Lamarckiana* identisch ist.

O. nanella × *O. (biennis* × *Lamarckiana*) *laeta* (S. 223) gibt einmal nur Zwerge, ein andresmal 3% hohe Individuen. De Vries sieht hierin natürlich eine Bestätigung seiner Theorie. Ich möchte die Wirkung von etwas abgeänderten *gaudens*-Pollenzellen annehmen, wie es in der ähnlichen Kreuzung *O. Lamarckiana* × *nanovelutina* Eizellen waren. In beiden Fällen sind die abweichenden Individuen aus der Verbindung von *nanovelans* mit *gaudens* hervorgegangen. Daß die Dominanzverhältnisse des Zwergcharakters verschiedenen Komplexen gegenüber verschieden sind, wissen wir ja. Und über das Verhalten eines mit *gaudens* nahe verwandten Komplexes werden wir bei Betrachtung der *O. rubrinervis* uns unterrichten.

O. nanovelutina × *O. (muricata* × *nanella*) *velutina* (S. 223) gibt lauter Zwerge. Erwartung: *nanorigens* • *nanovelans* = *nanovelutina*; *nanorigens* • *velans* = hohe, spaltende? *velutina*. Von dem Aktivwerden dieser *velans*-Keimzellen haben wir auch sonst keine Kenntnis.

O. nanella × *O. (muricata* × *nanella*) *velutina* (S. 223) gibt nur Zwerge. Erwartung: *gaudens* • *nanovelans* = *nanella*; *gaudens* • *velans* = *Lamarckiana*. Wieder finden wir kein Aktivwerden des abgespaltenen *velans*-Komplexes.

O. Lamarckiana \times *O. (muricata* \times *nanella)* *velutina* (S. 223) gibt 95% Zwerge. Erwartung: *gaudens* \cdot *nanovelans* = *nanella*; *gaudens* \cdot *velans* = *Lamarckiana*. Hier könnten die *velans*-Pollenzellen der *velutina* einmal aktiv aufgetreten sein. Wahrscheinlicher ist aber, daß die 5% hoher Individuen aus veränderten *gaudens*-Eizellen und *nanovelans*-Pollen entstanden sind, wie in der Kreuzung *Lamarckiana* \times *nanovelutina*.

O. (muricata \times *nanella)* *laeta* \times *O. (muricata* \times *nanella)* *velutina* (S. 223) gibt 50% Zwerge. Erwartung im günstigsten Fall: *gaudens* \cdot *nanovelans* = *nanella*; *gaudens* \cdot *velans* = *Lamarckiana*; *rigens* \cdot *nanovelans* = hohe, spaltende *velutina*; *rigens* \cdot *velans* = hohe, konstante *velutina*.

O. (muricata \times *nanella)* *velutina* \times *nanovelutina* (S. 224) gibt 59% Zwerge. Erwartung: *rigens* \cdot *nanovelans* = hohe, spaltende *velutina*; *nanorigens* \cdot *nanovelans* = *nanovelutina*.

O. (muricata \times *nanella)* *velutina* \times *nanella* (S. 224) gibt 57% Zwerge. Erwartung: *rigens* \cdot *nanovelans* = hohe, spaltende *velutina*; *nanorigens* \cdot *nanovelans* = *nanovelutina*; *rigens* \cdot *gaudens* = hohe *laeta*; *nanorigens* \cdot *gaudens* = hohe? *laeta*; *nanovelans* \cdot *gaudens* = *nanella*; *velans* \cdot *gaudens* = *Lamarckiana*. De Vries gibt über den Typus der Zwerge und der hohen Individuen nichts an.

O. (muricata \times *nanella)* *velutina*₂ \times *Lamarckiana* (S. 225) gibt 11 bzw. 51% „*laeta*“-Zwerge, 19 bzw. 30% hohe *laeta*, 70 bzw. 19% hohe *velutina*. Erwartung: *nanorigens* \cdot *gaudens* = hohe? *laeta*; *rigens* \cdot *gaudens* = hohe *laeta*; *nanorigens* \cdot *velans* = hohe *velutina* (vergl. die Kreuzung *O. nanovelutina* \times *Lamarckiana*, oben S. 261); *nanovelans* \cdot *gaudens* = *nanella*; *velans* \cdot *gaudens* = *Lamarckiana*. Die „*laeta*“-Zwerge dürften in Wirklichkeit wieder *nanella* gewesen sein; zwergige *laeta* sollte nach dem Ergebnis der leichter zu übersehenden Kreuzung *nanovelutina* \times *Lamarckiana* nicht vorkommen. Das Auftreten von *Lamarckiana* in größerer Zahl würde das Aktivwerden des abgespaltenen *velans*-Komplexes in der spaltenden *velutina* sicher stellen. — Daß keine *velutina*-Zwerge auftreten, deutet nach de Vries wieder „auf eine Assoziation der Zwergeigenschaften mit der *laeta*“ hin. Ich halte das nicht für wahrscheinlich.

O. (muricata \times *nanella)* *velutina* \times *O. (muricata* \times *nanella)* *laeta* (S. 225) gibt 53% „*laeta*“-Zwerge und 47% hohe *laeta*, keine *velutina*. Erwartung: *rigens* \cdot *gaudens* = hohe *laeta*; *nanovelans* \cdot *gaudens* = *nanella*; *velans* \cdot *gaudens* = *Lamarckiana* ist wie immer fraglich, desgleichen *nanorigens* \cdot *gaudens* = hohe? *laeta* nach den Erfahrungen der Kreuzung *nanovelutina* \times *(muricata* \times *nanella)* *laeta*.

O. (muricata \times *nanella)* *velutina* \times *O. (muricata* \times *Lamarckiana)* *laeta* gibt 31% Zwerge und 69% hohe *laeta*. Die Erwartung ist dieselbe wie vorher, weil die *laeta* aus *Lamarckiana* mit der aus *nanella* identisch ist.

De Vries gibt (S. 225) noch eine Zusammenstellung der Tatsachen, aus denen ersichtlich ist, daß die *laetae* aus *Lamarckiana* und *nanella* sich gleich verhalten, während die *velutinae* verschieden konstituierten Pollen besitzen. Die Deutung, daß die *nanella* gegenüber der *Lamarckiana* überhaupt nur im *velans*-Komplex verändert ist, erklärt die Tatsachen wohl auf die einfachste Weise.

O. Hookeri \times *nanella* gibt in der ersten Generation hohe *laeta* und hohe *velutina* (S. 227). Die *laeta* spaltet „*velutina*“ ab, worüber die früheren Ausführungen zu vergleichen sind (oben S. 254). Die *velutina* spaltet in Zwerge vom *Hookeri*-Typus, in weiter spaltende *velutina* und in konstante *velutina*. Am meisten interessiert uns hier die letztgenannte Bastardform, weil wir diesen Typus bisher nur postuliert, aber unter

den Protokollen von de Vries nicht mit Sicherheit gefunden haben. Die spaltende *velutina* der ersten und der folgenden Generationen ist *Hookeri*•*nanovelans*, wobei der Zwergcharakter zunächst wieder rezessiv ist, die Zwerge sind *nano-Hookeri*•*nanovelans* die konstante hohe *velutina* ist wahrscheinlich *Hookeri*•*velans*. Bei der Ähnlichkeit zwischen *Hookeri* und *velutina* ist allerdings Vorsicht in der Deutung geboten, doch erwähnt de Vries nirgends etwas von Abspaltung der *Hookeri* aus *velutina*. — Die reziproke Kreuzung *O. nanella* × *Hookeri* liefert natürlich das gleiche Ergebnis, weil beide Arten isogam sind. Mit den komplizierteren Kreuzungen wollen wir uns hier nicht abgeben, weil sie im groben wohl ebenso leicht zu deuten sind wie die Kreuzungen der *O. muricata*.

O. biennis ♀ verhält sich in den Kreuzungen mit *O. nanella* zur Hauptsache ebenso wie *O. muricata* ♀. Die Zwillinge *laeta* und *velutina* aus *O. biennis* × *nanella* sind beide hoch, die *laeta* bleibt so, die *velutina* spaltet dauernd zwergige *velutina*, also *nanovelutina* ab. Der Zwergcharakter von *nanovelans* ist also dem Komplex *albicans* gegenüber wieder rezessiv, die Zwerge müssen *nanoalbicans*•*nanovelans* sein. — Die reziproke Kreuzung *O. nanella* × *biennis* gibt fast lauter Zwerge in der ersten Generation, nur bei großer Individuenzahl sind wenige hohe Exemplare zu finden (S. 241). Sämtliche Pflanzen, die zwergigen wie die hohen, haben den Typus von *fallax*. Die Zwerge sind also *nanovelans*•*rubens* = *nanofallax* und zeigen in dem Dominieren des Zwergmerkmals wiederum die Ähnlichkeit zwischen dem *rubens*- und dem *gaudens*-Komplex. Die hohen *fallax*-Pflanzen dürften aus veränderten *rubens*-Keimzellen hervorgegangen sein. Warum die Zwerge aus *O. nanella* × *biennis* mitunter zwei Typen darstellen, einen gesunden *semialta* und einen krüppelhaften *debilis* (S. 242), weiß ich nicht zu erklären.

O. (muricata × *nanella*) *velutina* × *biennis* (S. 241) gibt 75% Zwerge und 25% hohe Pflanzen, alle vom *fallax*-Typus. Hier haben wir endlich einmal eine Bestätigung für das Auftreten des *velans*-Komplexes aus der Verbindung *rigens*•*nanovelans*, wenn die hohe „*fallax*“ wirklich *velans*•*rubens* und nicht *rigens*•*rubens* ist. Erwartet werden ja: *rigens*•*rubens* = *O. (muricata* × *biennis*), *nanorigens*•*rubens* (zwergig), *velans*•*rubens* = *fallax*, *nanovelans*•*rubens* = *nanofallax*. — *O. nanofallax* × *biennis* gibt natürlich nur Zwerge und zwar *nanofallax* (S. 244). Desgleichen *nanofallax* × *nanella*, doch müssen die Zwerge hier *nanella* sein, nicht *nanofallax*, weil sie als *nanovelans*•*gaudens* entstehen; der *rubens*-Komplex ist bei der de Vries'schen *O. biennis* streng männlich, er kann in den Eizellen der *nanofallax* nicht auftreten. De Vries berichtet auch, daß die Merkmale der *biennis* hier ausgeschaltet werden.

O. biennis-Chicago × *nanella* gibt hohe konstante *densa* und hohe *laxa*, die Zwerge abspaltet (S. 235). Die *laxa* gibt sich durch ihre Verbindung mit dem Zwergmerkmal wieder als *velans*-Kombination zu erkennen. Ebenso verhalten sich *densa* und *laxa* aus *O. cruciata* × *nanella* (S. 236).

Für eine Bastardform, nämlich die *O. (muricata* × *nanella*) *velutina*, nimmt de Vries selber an, „daß die Erbschaften der beiden elterlichen Arten (hohe Statur der *muricata* und Zwergstatur der *nanella*) in dem Bastarde nebeneinander liegen, etwa so, wie es bei den Mendelschen Hybriden der Fall ist“; er glaubt nicht, daß „die Spaltungsfähigkeit des weiblichen Sexualtypus der *velutina* auf dem labilen Zustande der Pangene beruht“. Man sieht aber, daß die Kreuzungsergebnisse sich auch sonst zum großen Teil nach Mendelschem

Schema voraussagen lassen, wenn auch gewisse Einzelheiten, so besonders der Charakter der Verbindung *nanorigens* · *gaudens* und das Auftreten des *velans*-Komplexes in den Keimzellen von *O. (muricata* × *nanella)* *velutina* F₁ — vor allem wäre das Vorkommen von *velans* im Pollen interessant, weil es wieder einen Faktorenaustausch zwischen dem aktiven (*nanovelans*) und dem inaktiven (*rigens*) Komplex bestätigen würde, vergl. oben S. 247 —, noch recht unklar sind. Für eine genauere Charakterisierung der in den Kreuzungen auftretenden „Zwerge“, der „hohen“ und der „*laeta*“-Formen ist jedenfalls ein Schlüssel gegeben, dessen Handhabung Erfolg verspricht. Die Angabe z. B. von de Vries, daß das Zwergmerkmal, trotzdem es im allgemeinen nur den *velutina*-Formen zukommt, in vereinzelt Fällen umgekehrt an den *laeta*-Typus geknüpft sei, läßt sich mit der überwiegenden Mehrzahl der Erscheinungen nicht vereinbaren, und die Erfahrung, daß de Vries anderswo zweifellos das Auftreten von *laeta* zu Unrecht annimmt, läßt es erlaubt erscheinen, die von ihm mitgeteilten Ausnahmen auf eine Irrung in der Deutung der Formen zurückzuführen.

De Vries hat für das Auftreten der Mutante *nanella* die zunächst plausible Annahme gemacht, daß sie im Zwergcharakter homozygotisch sei — oder, wie er es ausdrückt, daß sie im Sturfaktor inaktiv sei —, und Heribert-Nilsson z. B. schließt sich dieser Deutung an. Wir können die beobachteten Erscheinungen auch in diesem Sinn erklären, auf Grund der Annahme, daß *gaudens* den Zwergfaktor immer besitze, und daß niedere Statur gegen hohe Statur immer rezessiv sei. auffällig wäre dann freilich, daß gerade die *laeta*-Formen immer so hochwüchsig sind. Dann entsteht die Mutation in *nanella*, sobald eine ebenfalls mit dem Zwergfaktor ausgestattete *velans*-Keimzelle mit *gaudens* zusammentrifft. Diese Zurechtlegung hätte den Vorzug, daß sie das Auftreten der *nanella*-Mutanten einigermaßen verständlich machen würde. Der *nano*-Faktor, vielleicht das Fehlen eines Sturfaktors, wäre verhältnismäßig fest an *gaudens* gekoppelt, ginge aber doch gelegentlich auf *velans* über. Nach den im Austausch veränderten *gaudens*-Keimzellen müßte dann gesucht werden; sie müßten mit *nanovelans*-Keimzellen hohe Individuen geben, wie solche z. B. in den Kreuzungen *Lamarckiana* × *nanovelutina* und *nanella* × (*biennis* × *Lamarckiana*) *laeta* wirklich gefunden worden sind. Wäre *nanella* im Sturfaktor heterozygotisch, wie es oben angenommen worden ist, dann sollte sie eigentlich mitunter hochwüchsige Mutanten abspalten, und davon ist bis jetzt nichts bekannt.

bb) *O. biennis-nanella*.

Neuerdings hat de Vries (1915 a, S. 185 ff.) auch über Kreuzungen der aus *O. biennis* hervorgegangenen *nanella*-Mutante mit der normalen *biennis* und mit *Lamarckiana* eine kurze Mitteilung gemacht. Wenn wir dem *biennis*-Zwerg die denkbar größte Ähnlichkeit mit dem *Lamarckiana*-Zwerg versuchsweise zusprechen wollen, so muß er die Struktur *nano-albicans* · *rubens* haben. Die Komplexe *rubens* und *gaudens* sind ja nahe verwandt, und wir können uns einmal vorstellen, daß der Zwergcharakter bei *biennis* mit dem bei *Lamarckiana* identisch sei und nicht auf den *rubens*-Komplex überzugehen vermöge, so wenig wie auf *gaudens*. Im Pollen muß die *biennis-nanella* sich dann so verhalten wie die normale *biennis*, der Zwergcharakter ihrer Eizellen dagegen muß dominieren über die im Pollen übermittelte hohe Statur der Stammform. Tatsächlich gibt die Kreuzung *biennis-nanella* × *biennis* lauter Zwerge (S. 185), die Kreuzungen *biennis* × *biennis-nanella* und *Lamarckiana* × *biennis-nanella* lauter hohe Pflanzen, im ersten Fall typische *biennis*, im zweiten *fallax* (S. 186).

Wie in *gaudens*, so können wir auch in *rubens* einen rezessiven, fest gebundenen, selten auf *albicans* überspringenden Zwergfaktor annehmen. Die Verbindung *gaudens* · *rubens* müßte die sichere Entscheidung bringen, denn sie müßte Zwerge liefern. Leider ist die Kombination nicht lebensfähig.

cc) *O. Lamarckiana-gigas-nanella*.

Die bisher behandelten Zwergformen sind zum Teil vielleicht heterozygotisch im Zwergfaktor mit Dominanz des Zwergmerkmals (*Lamarckiana-nanella* = *nanovelans* · *gaudens*, *biennis-nanella* = *nano-albicans* · *rubens*, [*nanella* × *biennis*] *nanofallax* = *nanovelans* · *rubens*), teils sind sie sicher homozygotisch im Zwergfaktor mit Rezessivität des Zwergmerkmals gegenüber hoher Statur (alle *nanovelutinae*, die aus *biennis* = *nano-albicans* · *nanovelans*, die aus *muricata* = *nanorigens* · *nanovelans*, die aus *Hookeri* = *nano-Hookeri* · *nanovelans*, desgleichen die Zwerge aus der *laxa* von *biennis-Chicago* und von *cruciata*). An diesen zweiten, sicheren Typus schließen sich nun die Zwerge an, die aus der Mutante *gigas* hervorgegangen sind und die de Vries als *gigas-nanella* beschreibt (1915 d). Wird die hohe Form der *gigas* mit dem Zwerg gekreuzt, so entstehen zur Hauptsache hohe Individuen, die bei Selbstbefruchtung in $\frac{1}{4}$ hohe Zwerge, $\frac{1}{4}$ hohe konstante Individuen und $\frac{1}{2}$ hohe spaltende

Individuen spalten. Das Mendelsche Verhalten dieses Zwergfaktors liegt klar zutage, was de Vries auch nicht in Zweifel zieht. Hohe Statur dominiert hier über Zwergwuchs, der Zwergwuchs tritt nur in die Erscheinung bei homozygotischer Verwirklichung des Zwergfaktors. Diese ist nach unserer früheren Annahme (S. 257) möglich, weil zwei *velans*-Komplexe zur Verfügung stehen. Der Zwerg dürfte die Formel (*gaudens* + *nanovelans*) · (*gaudens* + *nanovelans*) haben, die auch als Mutante auftretende spaltende Form die Formel (*gaudens* + *velans*) · (*gaudens* + *nanovelans*).

e) *O. Lamarckiana-rubrinervis*.

Die Kreuzung *O. biennis* × *rubrinervis* liefert aus dem *albicans*-Komplex der *biennis* nicht *laeta* und *velutina*, sondern zwei *velutina*-Typen, die eigentliche *velutina* und die *subvelutina*. Die *rubrinervis* unterscheidet sich also von der *Lamarckiana* dadurch, daß der *gaudens*-Komplex durch einen *velans*-ähnlichen Komplex *subvelans* ersetzt ist. Aus der Kreuzung *O. (rubrinervis* × *biennis*) gehen ebenfalls zwei sehr ähnliche Zwillingstypen hervor, die *fallax* als *velans* · *rubens*, die *subfallax* als *subvelans* · *rubens*. Während also die aus *O. Lamarckiana* × *biennis* zu gewinnende Verbindung *gaudens* · *rubens* nicht lebensfähig ist, liefert der für *gaudens* eintretende *subvelans*-Komplex mit *rubens* eine gesunde kräftige Bastardform. Dem entspricht die Erfahrung, daß die Kreuzung *O. rubrinervis* × *biennis* fast lauter gesunde Samen ergibt, nämlich 94—95%, während *O. rubrinervis* bei Selbstbestäubung 65—73% gesunder Samen erzeugt. Warum hier die keimhaltigen Samen immer beträchtlich mehr als 50% ausmachen, ist ebenso unklar¹⁾, wie das regelmäßige Vorkommen von weniger als 50% gesunder Samen bei *O. Lamarckiana*. Die *fallax* und die *subfallax* entstehen natürlich auch in der Kreuzung *O. biennis* × *rubrinervis* aus den *rubens*-Eizellen der *biennis*, neben dem anderen Paar *velutina* und *subvelutina*. Der *subvelans*-Komplex ist von *velans* weit genug verschieden, daß die zygotische Kombination beider Komplexe lebensfähig ist. Er ist aber auch weit genug von *gaudens* verschieden, um mit dem *gaudens*-verwandten *rubens*-Komplex sich in der Zygote zu vertragen. Die Vermutung liegt

¹⁾ De Vries hat neulich (1917) eine *rubrinervis*-Form studiert, die eine „Vollmutante“, d. h. homozygotische Form *deserens* abspaltet; hier ist der hohe Keimgehalt verständlich. Bei meinem Material sind mir abweichende Individuen nicht aufgefallen. Jedenfalls sind unter dem Namen *rubrinervis* bis jetzt allerhand durch Sprödigkeit ausgezeichnete Biotypen zusammengefaßt worden.

also nahe, daß *subvelans* einem Faktorenaustausch zwischen *velans* und *gaudens* die Entstehung verdankt.

Wird *rubrinervis* ♀ mit *Lamarckiana* ♂ gekreuzt (nach de Vries ist das Resultat der reziproken Kreuzung das gleiche), so entsteht *Lamarckiana* neben der *blanda* (Honing 1911, S. 240) oder *subrobusta* (de Vries), die eine Mittelform zwischen *rubrinervis* und *Lamarckiana* darstellt. Die *Lamarckiana* kann hier nur als *velans* ♀ • *gaudens* ♂ entstehen. Die *blanda* dürfte die Kombination *subvelans* • *velans*, nicht *subvelans* • *gaudens* darstellen, denn sie ähnelt der *rubrinervis* beträchtlich mehr als der *Lamarckiana* und auch als der *subfallax*, die als *subvelans* • *rubens* Ähnlichkeit mit *subvelans* • *gaudens* haben müßte. Der *subvelans*-Komplex verträgt sich also nicht mit *gaudens*, vielleicht weil er dem *gaudens*-Komplex noch zu ähnlich ist. Wie oben ausgesprochen (S. 193), finde ich allerdings im Habitus der *subvelutina* mehr Annäherung an *velutina* als an *laeta*. Wenn die Entstehung der *blanda* richtig gedeutet ist, müssen wir an der Formel für *rubrinervis* noch eine Korrektur anbringen, wir müssen annehmen, daß auch der zunächst *velans* genannte Komplex leicht verändert ist; er wäre etwa *paenevelans* zu nennen. Die Formel der *rubrinervis* wäre also *paenevelans* ♀ ♂ • *subvelans* ♀ ♂, und die Bastarde zwischen *Lamarckiana* und *rubrinervis* wären *subvelans* • *velans* = *blanda* und *paenevelans* • *gaudens* = „*Lamarckiana*“. Diese letztere Form dürfte mit der ursprünglichen *Lamarckiana* nicht identisch sein und müßte bei Kreuzung mit *rubrinervis* gleich *rubrinervis* geben statt *blanda*; nach de Vries (1913, S. 194) spaltet die *blanda* erst bei Selbstbestäubung *rubrinervis* ab. Auch die *velutina* aus *biennis* × *rubrinervis* dürfte dann mit der aus *biennis* × *Lamarckiana* nicht ganz identisch sein, sie müßte eine *paenevelutina* sein, desgleichen die *fallax* eine *paenefallax*. Die Aufklärung des jetzt noch fraglichen Punktes ist jedenfalls durch ein paar geeignete Kreuzungen leicht zu gewinnen.

Bei Honing habe ich aber nachträglich schon eine Bestätigung für die aufgestellte Forderung gefunden. Die aus der Kreuzung *Lamarckiana* × *rubrinervis* gewonnene *Lamarckiana* hat vielleicht ein anderes Verhältnis zwischen Blattlänge und -breite als die ursprüngliche *Lamarckiana*; der Punkt müßte allerdings wegen der verschiedenen für *Lamarckiana* gewonnenen Werte (Tabelle XIII, S. 254) noch genauer geprüft werden. Klarer scheint die Sache bei der *velutina* zu liegen. Die Bruchstärke des Holzes von Seitenzweigen der *velutina* aus *biennis* × *Lamarckiana* ist im Mittel 1,67 kg für 1 mm², bei der *velutina* aus

biennis \times *rubrinervis* dagegen 1,34 kg (Tabelle VIII, S. 245); für *rubrinervis* selber, bei der ja die außerordentliche Brüchigkeit aller Organe zu den auffälligsten Eigentümlichkeiten zählt, ist der Wert zu 0,25 kg gefunden worden.

Die *fallax* aus *rubrinervis* und *biennis* verhält sich bei Selbstbestäubung und bei Kreuzung mit *biennis* ♀ wie die *fallax* aus *Lamarckiana*. Ganz entsprechend ist auch das Verhalten der *subfallax* in der Verbindung mit *biennis* ♀; es entsteht *biennis* = *albicans* · *rubens*, *subvelutina* = *albicans* · *subvelans*, *subfallax* = *rubens* · *subvelans*; dazu noch eine ungetupfte *laeta*-artige Form, vielleicht weißnervige *biennis* = *albicans* · *r-rubens* (vergl. S. 245). Bei Selbstbestäubung spaltet die *subfallax* aber *rubrinervis* ab, als die einzige unter den von mir in F₂ beobachteten Bastardformen, die auffällige Spaltung nach den wesentlichsten Artcharakteren aufweist, und zwar ziemlich rein den einen Eltertypus wiederherstellt. Dementsprechend ist der Prozentsatz der keimhaltigen Samen bei der *subfallax* auch recht hoch, 61—69 %, gegenüber 20—27 % bei der *fallax*. Auch de Vries berichtet von verschiedenen „*laeta*“-Formen aus der *rubrinervis*, also zweifellosen *subvelans*-Kombinationen, daß sie *rubrinervis* abspalten (1913, S. 195 ff.), während die zugehörige *velutina* jeweils konstant bleibt, wie in meiner Kultur die *fallax*; Honing findet Spaltung bei *O. (biennis* \times *rubrinervis*) „*laeta*“ (S. 234, 235), die ungefähr das gleiche ist, wie unsere *subvelutina*. Ganz identisch mit der ursprünglichen *rubrinervis* ist der abgespaltene Typus äußerlich nicht, auch in den Versuchen von de Vries nicht; er hat bei mir viel weniger verzweigte Stengel, kleinere Blüten und schwach pigmentierte Kelche. Eine identische Wiederherstellung der *rubrinervis* etwa aus *subfallax* kann auch von vornherein nicht erwartet werden, weil dem Bastard der *paenevelans*-Komplex fehlt. Vielmehr muß das Wiederauftreten der „*rubrinervis*“ darauf beruhen, daß durch Faktorenaustausch zwischen dem *rubens*- und dem *subvelans*-Komplex ein *paenevelans*-ähnlicher Komplex gebildet wird, der mit *subvelans* (oder mit einem ebenfalls neu kombinierten Komplex; oder gar in homozygotischer Kombination?) einen der Mutterart *rubrinervis* ähnlichen Phänotypus konstruiert.

Befremdend ist nach den eben erörterten Erfahrungen der Befund von de Vries, daß die beiden aus der Kreuzung *O. biennis*-*Chicago* \times *rubrinervis* gewonnenen Bastarde *densa* (soviel wie *laeta* bzw. *subfallax*) und *laxa* (soviel wie *velutina* bzw. *fallax*) spröde *rubrinervis* abspalten (1913, S. 202 ff.). Mit den bisher beschriebenen Erscheinungen dürfte nur die Spaltung der *densa* vergleichbar sein, die der *laxa* da-

gegen hat wohl mehr zu tun mit der hier sonst beobachteten Abspaltung von *atra* (1913 S. 151). Über alle diese Spaltungsvorgänge werden eingehendere Vorstellungen erst dann entwickelt werden können, wenn das züchterische Verhalten der miteinander kaum identischen abgespaltenen „*rubrinervis*“-Formen bekannt ist; vorläufig wissen wir durch de Vries nur, daß sie bei Selbstbefruchtung konstant sind. Es wird sich empfehlen, diese spröden Formen, oder vielleicht sogar die ganze *rubrinervis*-Gruppe, die ja in den jetzt gezüchteten Biotypen zum kleinsten Teil rotnervig ist, mit einem neuen Namen, etwa *fragilis*, zu belegen.

Schon Honing („Doppelnatur“, z. B. S. 227, S. 275) hat ausgesprochen, daß zwischen der Mutante *rubrinervis* und den *velutina*-Bastarden der *Lamareckiana* unverkennbare Ähnlichkeit besteht. Tatsächlich erscheint die *rubrinervis* wie eine potenzierte, in den eigentlichen *velutina*-Charakteren: geringe Breite der Blätter, Lage und Rinnenform der Brakteen, Größe und Dicke der Früchte, Rotfärbung der Kelche und Früchte, Tiefe der Kronenfarbe, Brüchigkeit der Stengel, sozusagen homozygotisch gewordene *velutina*. Dieser aus dem Habitus gewonnene Eindruck hat durch die Bastardanalyse volle Bestätigung gefunden. Auch ein Punkt, der für Honing noch unverständlich war, ist jetzt aufgeklärt. Er berichtet (S. 294), daß nach seinen Bestimmungen der Bruchstärke der Stengel „die *laeta* aus *biennis* \times *Lamareckiana* stärker ist als die zugehörige *velutina*“ — ich möchte dazu bemerken, daß die größere Zähigkeit der *laeta* beim Säubern der zu stark verzweigten Pflanzen gegenüber der Brüchigkeit der *velutina* ohne weiteres auffällt —, daß aber „die *laeta* aus *biennis* \times *rubrinervis* schwächer ist als die *velutina*“. Nun haben wir gefunden, daß diese „*laeta*“ aus der *rubrinervis*, unsere *subvelutina*, gerade den für *rubrinervis* besonders charakteristischen Komplex *subrelans* enthält und infolgedessen mitunter (bei Honing, S. 239, nicht bei de Vries 1913, S. 201) wie die *subfallax* befähigt ist, vollkommen spröde *rubrinervis* abzuspalten. Es hat also nichts Erstaunliches mehr, daß sie spröder ist als die zugehörige eigentliche *velutina* oder *paenevelutina*.

Von den Kreuzungen zwischen *O. rubrinervis* und *nanella* soll nur hervorgehoben werden, daß die erste Bastardgeneration — die Verbindung gibt nach beiden Richtungen dasselbe Resultat — aus *Lamareckiana* und hoher *blanda* („*subrobusta*“) besteht, von denen die *Lamareckiana* konstant bleibt, die *blanda* in konstante *rubrinervis*, konstante *rubrinervis*-Zwergre und weiter spaltende *blanda* spaltet (de Vries 1913, S. 215). Das Abspalten der Zwergre aus der *blanda* beweist, daß die *blanda* tat-

sächlich, wie wir oben (S. 268) angenommen haben, die Verbindung des *subvelans*-Komplexes der *rubrinervis* mit *velans*, nicht mit *gaudens* ist; im jetzt vorliegenden Fall ist die *blanda* = *subvelans* · *nanovelans*. Was uns besonders interessiert, ist die Rezessivität des Zwergmerkmals gegenüber dem *subvelans*-Komplex. Dieser stimmt also in seinem Verhalten gegenüber dem Zwergfaktor nicht mehr mit dem *gaudens*-Komplex überein, sondern schließt sich an *rigens* (aus *muricata*) und *albicans* (aus *biennis*) an, auch insofern, als er selber oder ein von ihm erzeugter Komplex den Zwergfaktor aufzunehmen vermag. Die Zwerge müssen ja im Zwergfaktor homozygotisch sein, können also etwa als *nanovelans* · *nanosubvelans* entstehen. Die Diskussion der Spaltungserscheinungen in ihrer Gesamtheit ist nicht möglich, solange die Abspaltung von *rubrinervis* aus einfacher zu übersehenden Kreuzungen, z. B. aus *O. (rubrinervis* × *biennis*) *subfallax* und aus *O. (rubrinervis* × *Lamarckiana*) *blanda*, nicht vollkommen aufgeklärt ist.

f) *O. Lamarckiana-oblonga*.

Aus der Mutante *oblonga* ist durch Kreuzungen mit den geeigneten Arten nur *velutina* zu erhalten, *laeta* bleibt immer aus. In den Kreuzungen von *O. biennis*, *muricata*, *Cockerelli*, *Hookeri* mit *oblonga* ist die *velutina* die einzige Bastardform; wird *oblonga* ♀ mit *biennis-Chicago*, *Cockerelli*, *Hookeri* gekreuzt, so findet sich neben der *velutina* auch „*oblonga*“ selbst; die letztgenannte Form kann natürlich mit dem Eltertypus nicht identisch sein. *O. oblonga* × *biennis* liefert nur *fallax*, *O. biennis-Chicago* × *oblonga* nur *laxa*. Nach diesen von de Vries (1913, S. 266, 267) mitgeteilten Befunden ist in den Keimzellen von *oblonga* fast nur der *velans*-Komplex aktiv; *gaudens* muß zum mindesten tief verändert sein, wenn überhaupt vorhanden. Dazu stimmt auch das Verhalten der Kreuzungen mit *nanella*, in denen nie Zwerge auftreten (abgesehen von dem S. 266, Anm. 3 erwähnten Fall), also der *nanovelans*-Komplex der *nanella* entweder gar keinen tauglichen Partner findet, oder zum mindesten nicht *gaudens*.

11. Die Zahlenverhältnisse zwischen den Keimzelltypen.

Es gehört zum Wesen der dauernd „komplex-heterozygotischen“ Formen, wie ich unsere Önotheren nennen möchte¹⁾, daß die Zahl der

¹⁾ In der vorläufigen Mitteilung (Berichte 1916) habe ich von Heterogametie gesprochen. Ich möchte aber doch aus verschiedenen Gründen davon absehen, den bisher für die Erscheinungen der Geschlechtsvererbung vorbehaltenen Terminus auf unseren Fall anzuwenden.

Haupttypen von Keimzellen nicht größer ist als zwei, daß die betreffenden Formen sich also wie Mendelsche Monohybriden verhalten. Innerhalb der Komplex-Heterozygotie kann dann noch typische Mendelsche Faktoren-Heterozygotie vorkommen, wie bei der rotnervigen *O. Lamarckiana*, bei Bastarden zwischen groß- und kleinblütigen Arten. Eine vollkommen strenge Komplexheterozygotie gibt es vielleicht überhaupt nicht, denn die bei den meisten Arten beobachteten „Mutationen“ weisen darauf hin, daß die Koppelung der in den Komplexen vereinigten Faktoren nicht absolut ist. Von den seltenen, „mutierten“ Keimzellen soll aber abgesehen werden, weil wir über ihre Häufigkeit noch zu wenig Erfahrungen haben.

Nach Analogie mit Mendelschen Verhältnissen möchten wir die beiden Keimzelltypen, die die beiden verschiedenen Komplexe repräsentieren, im selben Geschlecht in gleichen Zahlen erwarten. Die weißnervige *O. Lamarckiana* von Heribert-Nilsson scheint auch wirklich die *gaudens*- und die *velans*-Samenanlagen zu gleichen Teilen auszubilden; denn bei Bestäubung mit dem *rubens*-Pollen von *O. biennis* und mit dem *gaudens*-Pollen von *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* sind gesunde und taube Samen gleich häufig. In anderen Fällen dagegen ist mit Sicherheit entschieden, daß die beiden in einem Geschlecht auftretenden Keimzelltypen in verschiedener Zahl vorhanden sind. Bei der de Vriesschen Rasse von *O. Lamarckiana* sind die *gaudens*-Eizellen spärlicher als die *velans*-Eizellen. Denn bei Bestäubung mit dem Pollen von *O. Hookeri* tritt die *laeta* in 11—41%, die *velutina* in 59—89% auf (de Vries 1913, S. 118); bei Kreuzung mit *O. Cockerelli* ♂ sind die Zahlen 7—15% bzw. 85—93% (S. 118), bei Kreuzung mit *O. biennis-Chicago* ♂ 3—29% bzw. 71—97% (S. 124). Ganz entsprechend machen bei Bestäubung mit *biennis*-Pollen die gesunden, *fallax* liefernden, also aus *velans*-Eizellen entstehenden Samen 79%, die tauben, aus *gaudens* gebildeten 21% aus (bei de Vries 1916 b, S. 266, 69—92% gesunde), und ebenso gibt die Kreuzung mit *O. (biennis × Lamarckiana) laeta* ♂, also die Belegung mit *gaudens*-Pollen, 73% gesunde Samen. — Bei *O. suaveolens* sind die *albicans*-Eizellen seltener als die *flavens*-Eizellen, denn in der Kreuzung *O. suaveolens × biennis* sind die gelben Keimlinge zu etwa $\frac{3}{4}$, die grünen zu etwa $\frac{1}{4}$ vertreten. Bei meiner Rasse der *O. biennis* sind die *rubens*-Eizellen viel seltener als die *albicans*-Eizellen, denn in der Kreuzung mit *O. Lamarckiana* ♂ steht die *fallax* hinter der *velutina* an Zahl meistens weit zurück. Noch seltener findet sich bei *O. biennis-Chicago* und *O. cruciata* der Pollenkomplex in den Embryo-

säcken in aktivem Zustand (vergl. S. 235). Der letzte Schritt ist dann in der strengen Heterogamie verwirklicht, bei der in den Samenanlagen überhaupt nur der eine der beiden Komplexe aktiv wird. Auf welchem Wege die Veränderung des in der Ontogenie wahrscheinlich im Anfang doch vorhandenen Verhältnisses 1 : 1 zustande kommt, muß noch untersucht werden.

Beim Pollen ist die Bestimmung des Zahlenverhältnisses für die Pollenkörner streng genommen gegenwärtig gar nicht möglich, nur das Verhältnis der wirklich zur Befruchtung gelangenden Pollenschläuche läßt sich ermitteln. Daß dieses bei *O. Lamarckiana* recht variabel ist, haben wir oben erörtert (S. 218). Den Fall, in dem im Pollen nur der eine Komplex aktiv wird, kennen wir wieder von den streng heterogamen Formen wie *O. muricata*, und bei den halb heterogamen wie *O. biennis* und *suaveolens*.

Das Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen muß bei heterozygotischen Formen nach Selbstbestäubung 1 : 1 sein, wenn auch nur in einem Geschlecht die beiden Keimzelltypen gleich zahlreich aktiv sind. Bei isogamem Verhalten der beiden Komplexe liegen die Dinge so, wie schon früher erörtert wurde (vergl. oben S. 151). Sind bei einer halb heterogamen Form die Eizellen zu 50% a und zu 50% b, und kommt im Pollen nur a in aktiver Form vor, so entstehen ebenfalls 50% lebensfähige Heterozygoten ab und 50% Homozygoten aa als taube Samen. Sind von den Samenanlagen 80% a und 20% b, im Pollen 50% a und 50% b, so entstehen: 40% aa, 40% ab, 10% ba und 10% bb, also wieder 50% Heterozygoten und 50% absterbende Homozygoten; von den letzteren stellen 40% den einen und 10% den anderen Typus dar, aber nur wenn die Hemmung der Samen auf verschiedenem Stadium erfolgt, lassen die beiden Typen sich unterscheiden. Sind die Eizellen a häufiger als die Eizellen b, und ist der Pollen einförmig b (Typus von *O. biennis*), so sind die keimhaltigen Samen ab häufiger als die tauben bb. Sind die Eizellen a häufiger als die Eizellen b und ist der Pollen einförmig a, so sind die keimhaltigen Samen ab seltener als die tauben aa (Typus von *O. suaveolens*). Herrscht bei Isogamie der Komplex a sowohl im Pollen wie in den Eizellen gegenüber b vor, so sind die gesunden Heterozygoten seltener als die kranken Homozygoten; angenommen, in *O. (biennis × Lamarckiana) fallax* seien die Eizellen wie die Pollenkörner zu 80% *velans* und zu 20% *rubens*, so entstehen 16% *velans · rubens*, 64% *velans · velans*, 16% *rubens · velans*, 4% *rubens · rubens*, also im ganzen 32% gesunde *fallax*-Samen

und 68⁰/₀ taube Homozygotensamen. — Bei heterogamem Verhalten beider Komplexe, wie bei *O. muricata* und der de Vriesschen *O. biennis*, können sämtliche Samen gesund sein, weil Homozygoten gar nicht zur Bildung kommen.

Aus einem von 1:1 abweichenden Verhältnis zwischen gesunden und tauben Samen auf eine Zahl von Keimzelltypen zu schließen, die größer ist als zwei, ist nach dem Vorausgehenden nicht zulässig. Eine solche Abweichung kann allerdings durch das Hinzutreten von Faktorenheterozygotie zur Komplexheterozygotie hervorgerufen werden. So scheint die rotnervige *O. Lamareckiana*, in der der Rotnervenfaktor nicht homozygotisch verwirklicht werden kann, weniger gesunde Samen zu haben als die weißnervige (25—33⁰/₀ gegen 30—49⁰/₀).

Bei experimentell erzeugten konstanten Bastardtypen macht ein sehr hoher Gehalt an gesunden Samen es wahrscheinlich, daß die Komplexe der betreffenden Form sich heterogam verhalten, Häufigkeit tauber Samen, daß die Komplexe isogam sind. Die sichere Entscheidung darüber, ob in einem Geschlecht mehr als ein Typus von Keimzellen aktiv ist, wird aber immer nur durch günstige Kreuzungen mit genotypisch gut bekannten Formen zu erbringen sein, d. h. durch Kreuzungen, in denen die bei Selbstbestäubung taube Samen ergebenden Keimzellen keimfähige Samen erzeugen.

Wir haben bis jetzt eine Erörterung der Tatsache unterlassen, daß auch *O. Lamareckiana*, trotzdem sie in beiden Geschlechtern zwei aktive Keimzelltypen erzeugt, auch noch zur Hälfte sterile Samenanlagen und Pollenkörner besitzt. Diese 50⁰/₀ steriler Keimzellen können bei einer isogamen Form nicht das gleiche bedeuten wie bei den heterogamen Arten. Die Spaltung der Keimzellen muß bei *O. Lamareckiana* weiter gehen als bis zur Bildung von zwei Typen, wahrscheinlich treten vier gleich häufige Typen auf wie bei Dihybriden. Die eine Hälfte stellt schon im haploiden Zustand unverträgliche Anlagenkombinationen dar, die andere Hälfte kennen wir als *velans* und *gaudens*. Daß es aber auch so noch recht große Komplexe von Erbanlagen sein müssen, die bei der Aufspaltung im Zusammenhang bleiben, ist nicht zu bezweifeln. Doch entfernt sich *O. Lamareckiana* von der Idealform einer streng digametischen Komplexheterozygote verhältnismäßig weit, was ja schon aus ihrer hohen Mutabilität hervorgeht. — Auch die anderen Sippen mit isogamen Komplexen, Arten wie Bastarde, sind auf sterile Pollenkörner und Samenanlagen zu untersuchen, wenn wir über die Zahl der Keimzelltypen einigermaßen sicher werden wollen.

12. Die Veränderung der artunterscheidenden Faktorenkomplexe in den Bastarden.

Wir haben aus den Ergebnissen der Kreuzungen vielfach schließen dürfen, daß bei den Bastarden die Faktorenkomplexe annähernd im selben Zustand in den Keimzellen anzutreffen sind wie bei den ursprünglichen Arten. Aus der sesquizeiproken Kreuzung *O. (biennis* × *muricata*) × *biennis* geht eine Form hervor, die ich von der ursprünglichen *biennis* nicht zu unterscheiden vermag, abgesehen von der Blütengröße. Die Kreuzung *O. biennis* × (*biennis* × *Lamarckiana*) *laeta* liefert eine so typische *laeta*, daß wir notwendig annehmen müssen, der Pollen der *laeta* stelle ziemlich genau den *gaudens*-Komplex der *O. Lamarckiana* dar, dem die *laeta* ihre Entstehung verdankt. Das gleiche gilt von den entsprechenden Verbindungen der *velutina* und der *fallax*. Bei genauer Vergleichung stellen sich aber doch geringe Unterschiede etwa zwischen der ursprünglichen *velutina* und der aus *O. biennis* × *velutina* gewonnenen Form heraus, Unterschiede, die man wohl im Garten sehen, aber schwer beschreiben kann. Es macht also den Eindruck, als ob der *velans*-Komplex durch sein Zusammenleben mit dem *albicans*-Komplex der *biennis* sich doch einigermaßen von dem Zustand entfernt hätte, in dem er sich in der *Lamarckiana*, mit *gaudens* verbunden, befand. Daß die Komplexe durch Kreuzung der stabilen Arten sehr oft in den gut zu definierenden Faktoren für die Nervenfarbe, für die Blütengröße, für die Statur verändert werden, brauchen wir nicht noch einmal auszuführen.

Auch im züchterischen Verhalten scheinen solche Veränderungen gar nicht selten sich zu offenbaren, besonders auffällig nach den Angaben von de Vries in den Verbindungen der *O. muricata*. Auf die Fälle, in denen nach den Protokollen von de Vries eine Form, die man als lebensfähig erwarten möchte, nicht aufzutreten scheint, möchte ich nicht eingehen. Aber für sicher verbürgt halte ich einen Fall, in dem ein Bastard, der direkt aus einer Art nicht zu gewinnen ist, auf dem Umweg über eine Kreuzung gewonnen werden kann. *O. Lamarckiana* × *muricata* liefert nämlich bei de Vries eine einzige *gracilis*-Form neben gelben absterbenden Keimlingen, während durch Kreuzung sowohl von *O. (muricata* × *Lamarckiana*) *laeta* als von *O. (muricata* × *Lamarckiana*) *velutina* mit *muricata* ♂ ein *gracilis*-Typus konstruiert werden kann (vergl. oben S. 243); einer von diesen beiden Typen muß dem lebensunfähigen Zwilling der Kreuzung *Lamarckiana* × *muricata* entsprechen. Die neben der *gracilis* auftretende *muricata* (de Vries nennt sie *coerulea*) soll von der Mutterart beträcht-

lich verschieden sein. Hier ist also eine Veränderung einerseits am *rigens*-Komplex, andererseits am *gaudens*- (oder *velans*?-) Komplex sichergestellt: die *rigens*-Eizellen der Zwillingbastarde geben mit dem *nuttans*-Pollen der Mutterart nicht mehr die reine *O. muricata*, und die *gaudens*-Eizellen der *laeta* liefern mit *curvans*-Pollen eine lebensfähige Bastardform, nicht eine kranke [wie die *gaudens*-Eizellen der *O. Lamarckiana*.

Eine tiefgehende Veränderung der Keimzellen im Bastard kommt darin zum Ausdruck, daß eine F_2 überhaupt nicht erzogen werden kann, d. h. daß der Bastard bei Selbstbefruchtung steril ist, wie es oft genug — bei den *Onotheren* allerdings nicht sehr häufig — vorkommt. Ob noch kranke Zygoten gebildet werden oder ob schon die Keimzellen untauglich sind, ist dabei von untergeordneter Bedeutung¹⁾. Der zweite Modus zeigt nur, daß schon die aus den Reifeteilungen hervorgehenden haploiden Biotypen, die Sporen oder günstigerenfalls die Prothallien, ungünstig konstituiert sind, macht aber natürlich die weitere experimentelle Analyse, die des Mittels der Kreuzung bedarf, unmöglich²⁾. Wir wissen allerdings nicht, ob für die Sterilität eines Bastardes in einem gegebenen Fall die durch Umgruppierung der elterlichen Gene herbeigeführte Veränderung der genotypischen Konstitution seiner Keimzellen oder irgendwelche rein physiologischen, dem Phänotypus angehörenden und dann vielleicht irgendwie zu überwindenden Störungen verantwortlich zu machen sind. Wenn es aber auf keine Weise gelingt, von einem Bastard keimfähige Samen zu erhalten, müssen wir notwendig mit der Möglichkeit rechnen, daß unter den Keimzellen des Bastardes die Genotypen der elterlichen Keimzellen überhaupt nicht vertreten sind. Durch Kreuzung des Bastardes mit den Eltern oder mit anderen Arten läßt sich günstigenfalls die Veränderung der Hybridkeimzellen experimentell prüfen³⁾. Der Bastard *O. (Lamarckiana* \times *muricata*) *gracilis* hat bei Selbstbestäubung weder in de Vries' Kulturen noch in den meinigen jemals einen keimfähigen Samen gebracht: anscheinliche taube Samen werden gebildet. *O. biennis* dagegen wird durch den Pollen des genannten Bastardes zur Ausbildung großer keimhaltiger

¹⁾ Literatur bei Sirks, 1917.

²⁾ So bei den sterilen Embryosäcken und Pollenkörnern, die nach Belling bei *Stizolobium*-Bastarden, neben gesunden Keimzellen, gebildet werden. Die einfachen Mendelschen Zahlenverhältnisse zwischen gesunden und kranken Keimzellen und bei der Vererbung der „Semisterilität“ machen es hier aber doch zur Gewißheit, daß die Erscheinung genotypisch bedingt ist.

³⁾ Wichtige Erfahrungen hierüber an Weizen-Roggen-Bastarden bei Jesenko, 1913.

Samen veranlaßt. Bestäubung der *gracilis* mit dem Pollen anderer Formen ist noch auszuführen. — Warum meine *O. (muricata) × Lamareckiana) laeta*, anders als bei de Vries, selbststeril war, ist noch nicht klar. Bei Selbstbestäubung trat überhaupt keine Befruchtung ein.

Eine bedeutsame Veränderung wäre es auch, wenn isogame Komplexe durch eine neue Verbindung in heterogame umgewandelt würden oder umgekehrt. Der zweite Fall liegt vielleicht bei den Bastarden zwischen *O. biennis* und *muricata* vor. Denn während die beiden Elterarten (*biennis* wenigstens in der holländischen Rasse) als heterogam fast nur gesunde Samen erzeugen, sind die Samen der Bastarde mindestens zur Hälfte taub, wie wenn untaugliche homozygotische Kombinationen gebildet würden. Die Erscheinung muß durch zweckdienliche Kreuzungen noch analysiert werden.

Nach den mitgeteilten Erfahrungen dürfen wir uns von dem Verhalten der jeweils paarweise zusammengekoppelten Komplexe wohl folgendes Bild machen. Zwischen den beiden Komplexen einer gegebenen „Art“ besteht ein gewisses Gleichgewicht, das bei der Keimzellbildung im großen und ganzen festgehalten wird; davon rührt die hohe Konstanz her, die trotz Heterozygotie zur Erscheinung kommt. Die Elemente eines und desselben Komplexes, ins grob Morphologische übersetzt die den Komplex vererbenden Chromosomen, üben eine gewisse Anziehung aufeinander aus, und die Elemente des einen Komplexes stoßen die des anderen ab. Dafür gibt eine gute Illustration das Verhalten der *O. biennis*, in der der Rotfaktor des *rubens*-Komplexes von dem *albicans*-Komplex streng ferngehalten wird. Wird nun durch Kreuzung eine neue Verbindung von Komplexen hergestellt, so wird gewöhnlich das Gleichgewicht fürs nächste gestört sein und bei der Keimzellbildung des F₁-Bastardes ein neues Gleichgewicht angestrebt werden. Solche Faktoren, die zu beiden Komplexen gleiche „Affinität“ haben, werden bald dem einen, bald dem anderen Komplex zugeteilt werden, sie werden mit Leichtigkeit von dem sie ursprünglich tragenden Komplex abgerissen und dem neuen Komplex angegliedert. Affinität soll nur ein handliches Wort für die unbekannten Momente sein, die den Faktorenaustausch bedingen; ob diese Momente chemischer Natur, in der Konstitution der Keimplasmen begründet, oder räumlicher Art, in der Struktur eines morphologisch definierten Vererbungsapparats gegeben sind, bleibt dabei offen. Bei ganz gleicher Affinität treten beide Bindungen des Faktors, die alte und die neue, in gleicher Häufigkeit auf, d. h. bei der Hälfte der Tetradenteilungen bleibt die alte Bindung erhalten, bei der andern Hälfte tritt die neue

in Kraft. Falls die betreffenden Faktoren homozygotisch verwirklicht werden können, tritt bei Selbstbefruchtung der F_1 in der F_2 in bezug auf die betreffenden Faktoren normale Mendelspaltung zutage; sind die positiven Homozygoten nicht lebensfähig, dann ist die Spaltung nicht ganz typisch (so verhält sich bei der rotnervigen *O. Lamarckiana* von Heribert-Nilsson der Rotnervenfaktor). Bei den Önotheren kennen wir als mendelnde Faktoren vorzugsweise die Träger untergeordneter Charaktere, wie es Anthokyanbildung, Blütengröße, Statur sind. Wir sehen den Rotfaktor von *rubens* der *biennis* auf *velans* der *Lamarckiana* übergehen und aus der rotnervigen *fallax* in F_2 Weißnerven herausspalten; wir finden bei Kreuzung von Arten mit verschiedenen großen Blüten regelmäßig Spaltung nach der Blütengröße: wir beobachten die Übertragung des Zwergfaktors von *nanovelans* der *Lamarckiana-nanella* auf *albicans* der *biennis*, auf *rigens* der *muricata*, auf *Hookeri*, und sehen die zunächst hochwüchsigen Bastarde in F_2 homozygotische Zwerge abspalten. Nur die Abspaltung der *rubrinervis* aus *O. (rubrinervis* \times *biennis*) *subfallax* ist ein Beispiel für mendelndes Verhalten der wichtigsten habitusbestimmenden Artmerkmale.

Gelegentlich bleibt derselbe Faktor, der in der einen Komplexverbindung mendelt, in einer anderen Verbindung fest an einen Komplex geknüpft. So lagert sich der Rotnervenfaktor R in der *O. Lamarckiana* bald an *gaudens* bald an *velans* an, und auch wenn R-*velans* mit r-*albicans* zu rotnerviger *velutina* vereinigt wird, pendelt er zwischen *velans* und *albicans* hin und her. Dagegen bleibt er in der rotnervigen *laeta* fest mit *gaudens* verbunden und geht nicht auf *albicans* über. Die Festigkeit der Bindung eines Faktors an einen gegebenen Komplex (wie *gaudens*) ist also keine konstante Größe, sondern sie hängt von der Beschaffenheit des mit dem Faktor nicht ausgestatteten antagonistischen Komplexes ab, oder der Grad der Abstoßung, die ein gegebener Komplex (wie *albicans*) auf einen Faktor ausübt, variiert je nach dem antagonistischen Träger des Faktors. Kurz, das Verhalten eines Faktors wird bestimmt durch das Verhältnis zu den beiden Komplexen, zwischen denen der Faktor zu wählen hat. Ja, nach den Erfahrungen von Bateson, Baur u. a. ist sogar zu erwarten, daß bei der Keimzellenbildung eines Bastards immer die elterlichen Faktorkombinationen vor neuen Verbindungen bevorzugt werden, wenn schon einmal Ungleichheit der Chancen vorliegt, daß also Koppelung oder Abstoßung auftritt, je nach den Gametentypen, die in die Heterozygote eingegangen sind. Wenn das für unsere Objekte gilt, dann wird eine

Faktorenbindung, die selten zu stande kommt (wie etwa die Kombinationen *P-rubens* und *p-velans* in der *fallax*, vergl. oben S. 248), auch selten wieder gelöst werden. Es gäbe dann überhaupt keine Affinität eines Faktors, die zu dem einen von zwei gegebenen Komplexen größer wäre als zu dem andern, sondern nur ein größeres oder geringeres Maß der Leichtigkeit, mit der der Austausch eines Faktors zwischen zwei gegebenen Komplexen in der einen wie in der umgekehrten Richtung sich vollzieht.

In den Kern der artunterscheidenden Anlagenkomplexe dringen die Austauschvorgänge bei den Önotheren im allgemeinen nicht ein¹⁾. Daß aber die Kreuzungen der *O. rubrinervis* sich vielfach anders verhalten, haben wir schon erwähnt, und nach den Angaben von de Vries über gewisse Kreuzungen von *O. muricata* mit *Lamarckiana* (vergl. S. 275) werden auch hier die im Bastard vereinigten Komplexe bei der Keimzellbildung weitgehend verändert. Augenscheinlich ist die Zahl der selbständig mendelnden Faktoren abhängig von dem Verhältnis der Komplexe, denen man die Möglichkeit gibt miteinander zu reagieren. Ein äußerster, bei den Önotheren vielleicht überhaupt nicht verwirklichter Grenzfall wäre ein Aufmenden nach sämtlichen unterscheidenden Erbinheiten bis auf den identischen Grundstock hinunter, den wir bei verwandten Sippen wohl annehmen dürfen. Das Extrem nach der andern Seite wäre eine absolute Abstoßung der zusammengebrachten Komplexe, so daß der Bastard von der ersten Generation an so konstant wäre wie die komplexheterozygotischen „Arten“, durch deren Kreuzung er entstanden ist. Das gewöhnliche Verhalten der Önotheren²⁾ dürfte ein mäßiges Aufspalten der F_2 nach untergeordneten Merkmalen sein. Auch weiter abweichende seltene Typen, „Mutanten“, treten unter der F_2 von Bastarden und bei Kreuzung von Bastarden miteinander oder mit den Eltern nach meinen Erfahrungen viel häufiger auf als bei Selbstbefruchtung der alten Arten. Durch Kreuzung wird also die Stabilität der Komplexe in der Regel doch recht tief erschüttert.

Zwischen spaltenden gleich Varietätmerkmalen und nicht spaltenden gleich Artmerkmalen können wir bei den Önotheren offensichtlich

¹⁾ Ähnliche Erfahrungen scheint Cook bei Baumwollspezieskreuzungen gemacht zu haben. Er schreibt (S. 242): „The contrasted characters of interspecific hybrids do not behave as independant Mendelian units, but tend to remain more or less united with others derived from the same parental stock.“

²⁾ Bei *Erophila verna* findet Rosen in F_2 bald fast unübersehbare, bald mäßige bald sehr geringe Variation.

nicht unterscheiden. Wenn wir einen Kern von nicht auseinander weichenden Erbanlagen als die Summe der Artcharaktere den leicht ablösbaren, selbständig mendelnden Einzelfaktoren gegenüberstellen möchten, so finden wir ja, daß der Kern verschiedene Ausdehnung hat je nach dem antagonistischen Komplex. Außerdem trifft es auch bei „intermediärer“ Vererbung der „konstanten“ Bastarde nicht zu, daß nach den Kernen der Komplexe keine Spaltung eintritt. Die Komplexe lösen sich ja in der Keimzellbildung voneinander und vereinigen sich wenigstens bei Isogamie in der Befruchtung bald zu Heterozygoten bald zu Homozygoten. Daß die Spaltung in der lebensfähigen Nachkommenschaft nicht sichtbar wird, ist für die Theorie des Mendelismus gleichgültig, macht aber die Heterozygotie erst zu einer dauernden, habituellen.

Von den in der F_2 -Generation auftretenden Typen wird ein Teil vielleicht in den späteren Generationen weitermendeln, ein anderer Teil (oder sollten es gelegentlich alle sein wie bei *Erophila* nach Rosen?) erreicht vielleicht schon in der F_2 den Zustand, auf den alle Typen bei Selbstbefruchtung hintreiben: Die Formen werden, die einen früher, die andern später, so konstant wie die zu der Kreuzung verwendeten Arten, weil zuletzt alle selbständig mendelnden Faktoren homozygotisch vertreten sind und die übrigen Gene bzw. höheren Einheiten von Erbanlagen trotz heterozygotischem Vorhandensein sich wieder zur selben Stabilität ins Gleichgewicht setzen, wie wir sie von älteren komplexheterozygotischen Formen kennen.

Daß bei diesen Vorgängen der Neukombination allerhand haploide Genotypen entstehen werden, die keine funktionsfähigen Prothallien liefern, und daß in den lebensfähigen Sporenformen allerhand Anlagenkomplexe auftreten werden, die bald in homozygotischer Verwirklichung (wie der simple R-Faktor), bald in irgendwelchen heterozygotischen Verbindungen nur untaugliche Zygoten in ein kurzes Leben rufen, brauchen wir nicht zu betonen. Trotzdem kann die Zahl der aus einer Kreuzung hervorgehenden weiterlebenden Formen beträchtlich sein.

IX. Kreuzung und Artentstehung.

Daß zwei so verschiedene haploide Komplexe wie *gaudens* und *velans* in *O. Lamarckiana*, wie *albicans* und *rubens* in *O. biennis*, wie *rigens* und *currans* in *O. muricata* einander ursprünglich jeweils gleich gewesen und innerhalb der reinen, homozygotischen Art allmählich oder plötzlich so ungleich geworden sein sollen, hat wenig Wahrscheinlichkeit.

Viel wahrscheinlicher ist die Entstehung dieser dauernd heterozygotischen Sippen durch Bastardierung. Die Ausgangsformen dürften homozygotische Arten gewesen sein, wie sie unter den von de Vries verwendeten Materialien vielleicht die isogamen Typen *O. Hookeri*, *Cockerelli* und *strigosa* darstellen. Die Bastarde zwischen diesen Arten sind nach de Vries (1913, S. 60) mehr oder weniger intermediär und bei Selbstbefruchtung konstant, sie kehren nicht zu den Eltern zurück. Das heißt soviel wie, daß in ihren Keimzellen nur die ursprünglichen Komplexe aktiv werden, daß diese Komplexe aber auch nicht ganz unverändert geblieben sind. Wären sie noch vollkommen intakt, so müßte die F_2 der Bastarde wohl die Elternformen als lebensfähige Homozygoten abspalten, nur die Hälfte der Nachkommenschaft würde den Bastardtypus reproduzieren; die Heterozygotie wäre noch nicht habituell. Konstanz der intermediären Bastardform wäre freilich auch dadurch zu erzielen, daß die vorher isogamen Komplexe in der neuen, heterozygotischen Verbindung heterogam werden, aber damit wäre doch auch eine wesentliche Veränderung des haploiden Genotypus gegeben. Solche konstanten Bastarde müssen nun, falls sie isogam bleiben wie die Elternarten, bei Kreuzungen sich so verhalten wie *O. Lamarckiana*: bei Selbstbefruchtung werden sie etwa zur Hälfte taube Samen erzeugen, und bei Kreuzung mit einem neuen Komplex werden günstigenfalls in der ersten Generation Zwillinge sichtbar werden. Leider hat de Vries seine Bastarde zwischen den isogamen Arten nicht weiter gekreuzt. Die dringendste Unternehmung zur Klärung des *Oenothera*-Problems werden aber fürs nächste diese Kreuzungen sein. Natürlich müssen auch einerseits solche Arten, die mit einiger Sicherheit als homozygotisch gelten können, und andererseits „konstante“ Bastarde zwischen so beschaffenen Arten auf das Vorkommen von „Mutationen“ geprüft werden. Vielleicht werden unter den Nachkommen der Bastarde Mutanten sichtbar, die sich bald dem einen, bald dem andern Elter nähern.

Ein guter Beleg für die Möglichkeit der Artentstehung bei den Önotheren durch Kreuzung ist die Aufdeckung des Verhältnisses zwischen *O. biennis* und *suaveolens*. Beide enthalten denselben Komplex *albicans*, aber in Verbindung mit zwei weit verschiedenen Komplexen, *rubens* dort *flavens* hier. Die beiden Arten können also als Bastarde einer Art a mit zwei verschiedenen Arten b und c entstanden sein. Weiter sind der *gaudens*-Komplex der *O. Lamarckiana* und der *rubens*-Komplex der *O. biennis* zwar nicht ganz gleich, aber doch recht ähnlich und stammen vielleicht von einer und derselben Art her; durch die beiden Kreuzungen, von denen die eine die *Lamarckiana*, die andere die *biennis* geliefert

hat, kann der ursprünglich gleiche Komplex sich ja nach zwei verschiedenen Richtungen verändert haben. Natürlich brauchen die eben genannten, und ebenso die anderen durch Züchtungen genauer bekannt gewordenen heterozygotischen Arten gar nicht unmittelbar aus homozygotischen Spezies hervorgegangen zu sein, sondern ihre Stammeltern können bereits Formen gewesen sein, die ihrerseits schon als Bastarde gebildet waren. Mehr als zwei Komplexe kann eine diploide Art nicht enthalten — bei einer tetraploiden *gigas*-Form, die nicht als Mutation bei Selbstbefruchtung, sondern infolge einer Bastardbefruchtung entstanden wäre, könnten allerdings vier verschiedenen Haploidkomplexe vertreten sein, bei einer *semigigas*-Form drei —, und ob diese beiden Komplexe aus zwei homozygotischen Arten, oder aus einer homo- und einer heterozygotischen, oder aus zwei heterozygotischen Formen stammen, ist ihnen nicht anzusehen. So können *O. suaveolens* und *Lamarckiana* auch durch Kreuzung der *biennis* mit anderen Arten ins Leben gerufen worden sein; zu *suaveolens* müßte *biennis* dann Mutter, zu *Lamarckiana* könnte sie Vater gewesen sein. Eine solche Art der Entstehung der verbreitetsten Spezies würde auch die sonderbare Tatsache verständlich machen, daß weder *O. Lamarckiana*, noch *biennis*, noch *muricata*, noch *suaveolens* in Nordamerika unter den zahlreichen dort in wildem Zustand vorkommenden Formen haben entdeckt werden können¹⁾. Auch die Aussicht, eine der europäischen Spezies durch mehrfache Kreuzungen zwischen den in Amerika wild wachsenden Typen herzustellen, ist sicher sehr gering, weil die Wege, die zu der Bildung dieser Arten geführt haben, wahrscheinlich sehr verschlungen gewesen sind. Es kann ja auch ein seltener aus einem gar nicht mehr existierenden primären Bastard herausgespaltener Typus besonders lebenskräftig gewesen sein und sich über ein weites Gebiet ausgebreitet haben. Doch wird ein letztes Ziel, wie es sich Davis für *O. Lamarckiana* gesteckt hat, natürlich immer die Synthese solcher heterozygotischen Arten sein, von denen man annehmen kann, daß sie in historischer Zeit entstanden sind.

Für die Entstehungsgeschichte der holländischen *O. Lamarckiana* wäre es von großer Wichtigkeit zu wissen, ob die Art ursprünglich heterozygotisch-rotnervig gewesen ist wie die Rasse von Heribert-Nilsson. Eine Angabe von de Vries macht das sehr wahrscheinlich, nämlich die Beschreibung der zuerst beobachteten *rubrinervis*-Mutanten: „Eine schöne Art mit meist roten Blattnerven“ (Mutationstheorie I,

¹⁾ De Vries 1914, S. 357.

S. 161). Wenn die Mutante ursprünglich rotnervig war, wird auch die Stammform rote Nerven besessen haben, die von einer Kreuzung mit einer konstant rotnervigen Art, wie *O. biennis*, herrühren dürften.

Ein weiteres Problem neben dem der habituellen Heterozygotie ist das der Heterogamie (de Vries). Fürs erste wird zu prüfen sein, ob durch Verbindung zweier isogamen Formen, oder genauer zweier sich isogam verhaltenden Komplexe ein heterogamer Typus konstruiert werden kann. Unter den wenigen Kombinationen, die ich bis jetzt kenne, findet sich ein derartiger Fall nicht. Die Beobachtung, daß die de Vriessche *O. biennis* rein heterogam ist, während meine *biennis* Eizellen vom Pollentypus auch nur in geringer Zahl erzeugt, kann so verstanden werden, daß die Heterogamie sich hier aus der isogamen Heterozygotie herausgebildet hat. Es könnte aber doch sein, daß gelegentlich zwei isogame, von verschiedenen homozygotischen Arten stammende Komplexe durch ihre Verbindung mit einem Schlag zu heterogamen Verhalten gebracht werden. Die konstanten Bastarde zwischen den isogam-homozygotischen Arten wie *O. Hookeri*, *Cockerelli* verdienen jedenfalls daraufhin geprüft zu werden.

Die *O. Lamarckiana* erscheint jetzt den anderen Spezies gegenüber gar nicht mehr merkwürdig. Die wesentlichste Abweichung von der gametischen Struktur der normalen, homozygotischen Arten, die dauernde Heterozygotie ohne Abspaltung lebensfähiger Homozygoten, findet sich bei einer ganzen Zahl von Arten, allerdings in der Form von reiner oder halber Heterogamie; und derselbe Modus von Heterozygotie ist das gewöhnliche Verhalten der experimentell hergestellten Artbastarde. Die heterogamen Arten wie *O. muricata* sind sogar noch viel merkwürdiger als *O. Lamarckiana*, deren isogame Heterozygotie erst den Schlüssel für das Verständnis der Heterogamie an die Hand gibt. Falls die Zurückführung der „Mutabilität“ der *O. Lamarckiana* auf ihre Heterozygotie richtig ist, sind auch bei den anderen Arten Mutationen zu erwarten. Tatsächlich sind solche, von denen vor allem die Typen mit abweichender Blattform wichtig sind, bei einer ganzen Reihe von Arten schon beobachtet worden. De Vries stellt 1915 a, S. 183, folgende Liste zusammen: *O. biennis* L., *O. biennis-Chicago* de Vries, *O. muricata* L., *O. atrovirens* Bartl. (= *cruciata* de Vries), *O. suaveolens* Desf., *O. grandiflora* Ait., *O. stenomerus* Bartl. Dazu kommen nach weiteren Mitteilungen aus dem Jahre 1915 von Bartlett noch *O. pratincola* Bartl. und *O. Reynoldsii* Bartl., die de Vries in seine zweite Zusammenstellung der mutierenden Arten (1916 a) schon aufgenommen

hat. Ob die Entstehung der *gigas*-, der *lata*- und der *nanella*-Formen mit der Heterozygotie unmittelbar etwas zu tun hat, ist noch am ehesten zweifelhaft. Von anderen Mutationen aber, vor allem von den schmalblättrigen Typen, die so häufig in der Nachkommenschaft breitblättriger Formen auftreten, ist anzunehmen, daß sie durch Faktorenaustausch zwischen den Komplexen zustande kommen. De Vries hat zugegeben (1915 a, S. 180), daß *O. Lamarckiana* sich zum Studium der Mutationerscheinungen nicht besonders gut eigne, wenn die Hypothese der Heterozygotie sich bestätige, und er meint, *O. biennis* sei dafür geeigneter, weil nicht der geringste Zweifel an ihrer gametischen Reinheit bestehe. Die Begründung ist einigermaßen befremdend, weil de Vries selber die Erscheinungen entdeckt hat, die ihn zur Annahme der Heterogamie bei *O. biennis* zwangen. Und meine Rasse ist vollends, wenigstens was die Eizellen betrifft, im selben Sinne digametisch wie *O. Lamarckiana*. Allerdings sind gerade von *O. biennis* hauptsächlich solche Mutationen bekannt geworden, deren Zusammenhang mit der Heterozygotie weniger sicher ist: *gigas* und *semigigas*, *lata*, *nanella*. Eher könnten die blaßblütige Mutante *sulfurea* und die von Gates beobachteten Mutanten *laevifolia* und *rubrinervis* durch Mischung der Komplexe *albicans* und *rubens* zustande gekommen sein. Zuversichtlich zu erwarten sind weißnervige Mutanten, am ehesten unter den blaßblütigen; denn aus der Kreuzung *biennis* \times *suaveolens* wissen wir, daß der Pollenkomplex *rubens* seinen Rotfaktor gelegentlich an *albicans* abgibt. Um die Mutationerscheinungen an einer von jedem Verdacht der Heterozygotie freien Form zu studieren, müßte man sich also an homozygotische Arten wie *O. Hookeri* halten.

Für die Önotheren scheint mir das Vorkommen konstanter Artbastarde — konstant wenigstens wenn wir uns an die tatsächlich zur Entwicklung kommenden Phänotypen halten — außer Zweifel gestellt zu sein. Ob die kaum jemals absolute Konstanz, die ja das Auftreten von „Mutationen“ noch immer zuläßt, irgendwo schon in der ersten Generation erreicht wird, ist noch fraglich; von der zweiten oder einer späteren Generation an dürfte die Konstanz in günstigen Fällen schon ihren maximalen Endwert erreichen. Für gewisse Fragestellungen der Systematik, der Pflanzengeographie und auch der Deszendenzlehre genügt der Nachweis der praktischen Konstanz von Artbastarden. Ob die Konstanz im Lauf von Generationen durch typisches Aufspalten und allmähliches Homozygotischwerden herbeigeführt wird, oder von der ersten Generation an durch diploide Apogamie (vergl. Lotsy und besonders

Ernst 1917), oder auf dem für die Önotheren klargelegten Weg, ist für die genannten Teildisziplinen von untergeordneterer Bedeutung. Die experimentelle Vererbungsforschung dagegen hat andere Ziele und stellt andere Fragen, und sie hat alle Angaben, daß typisch amphimiktische Spezieshybriden von der ersten oder zweiten Generation an konstant sein sollten, mit Mißtrauen betrachtet, aus dem Wunsche heraus, nur die eine Gesetzmäßigkeit der klaren Mendelspaltung in allen Kreuzungserscheinungen zu finden. Und tatsächlich haben die überzeugten Mendelianer, also die erfolgreichsten Führer der Vererbungsforschung, wenigstens bei den Önotheren mit ihrer zuversichtlichen Erwartung Recht behalten, daß hinter der Konstanz, wenn sie praktisch irgendwo verwirklicht sei, doch irgend eine Art von verkappter Mendelspaltung stecken müsse. Die Erscheinungen der Spaltung werden nur verdunkelt durch verschiedene Formen der auf Kreuzung folgenden Sterilität, deren Wesen Bateson das dunkelste aller genetischen Phänomene genannt hat.

Ob der Vererbungsmodus, den wir bei den Artbastarden in der Gattung *Oenothera* finden, weitere Verbreitung hat, darüber werden wir wohl in Bälde unterrichtet sein. Am nächsten liegt es, in der Verwandtschaft der Önotheren, etwa in der Gattung *Epilobium*, Umschau zu halten, und sonst überall da, wo Bastarde von hoher Konstanz vorkommen.

X. Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

Die untersuchten *Oenothera*-Arten, nämlich *O. Lamarckiana*, *biennis*, *muricata*, *suaveolens*, sind sämtlich habituell komplex-heterozygotisch, d. h. sie bilden dauernd zwei weit verschiedene Typen von Keimzellen, die sich wahrscheinlich in zahlreichen, aber fest verketteten, nicht unabhängig mendelnden Faktoren unterscheiden. Homozygotisch ist keiner dieser je paarweise vereinigten Komplexe von Erbanlagen existenzfähig. Wenn Homozygoten gebildet werden, erscheinen sie als bald früher bald später gehemmte Embryonen in tauben Samen.

Die beiden Typen von Keimzellen treten innerhalb desselben Geschlechts auch bei Isogamie (de Vries) meist nicht in gleichen Zahlen aktiv auf. Im extremen Fall, bei Heterogamie (de Vries), ist ein Haploidkomplex nur in den Embryosäcken und der andere nur in den Pollenzellen aktiv. Der jeweils inaktive Komplex liegt in Form von abortierenden Embryosäcken bzw. Pollenkörnern vor. Die Heterogamie

ist ein Spezialfall der Komplexheterozygotie und von der isogamen Ausprägung verschieden durch das selektive Fehlschlagen von Keimzellen, das an die Stelle des Fehlschlagens von Homozygoten tritt.

O. Lamarekiana besteht aus zwei Komplexen, die wir *velans* und *gaudens* genannt haben und die beide in den Eizellen wie im Pollen etwa gleich häufig sind. Die Art ist isogam, weil Eizellen wie Pollen dityp sind, ihre Strukturformel ist *velans* ♀♂ • *gaudens* ♀♂. Der Komplex *velans* vererbt schmale Blätter und Anthokyanbildung an den Kelchblättern und in den Haarbasen am Stengel und an den Fruchtknoten (rote Tupfen). Der Komplex *gaudens* vererbt breite Blätter, grünen Kelch und farblose Haarbasen.

O. muricata ist streng heterogam; die Eizellen sind monotyp und stellen den Komplex *rigens* dar, der Pollen ist ebenfalls monotyp und repräsentiert den Komplex *curvans*. Die Formel ist also *rigens* ♀ • *curvans* ♂. Der Komplex *rigens* überträgt aufrechte Sprosse und rote Tupfen, *curvans* vererbt nickende Sproßgipfel, die in den bekannten Verbindungen sich dominant verhalten.

O. biennis ist in der von mir kultivierten Rasse halbheterogam. Der Weißnervigkeit vererbende Komplex *albicans* ist auf die Eizellen beschränkt, verhält sich heterogam, der Rotnervigkeit übertragende Komplex *rubens* ist isogam, denn er kommt in dem monotypen Pollen und in einem kleinen Teil der Eizellen aktiv vor. Die Formel der Art ist *albicans* ♀ • *rubens* ♀♂.

O. suaveolens ist ebenfalls halbheterogam und hat die Formel *albicans* ♀ • *flavens* ♀♂. Der eine Eizellenkomplex stimmt mit dem von *O. biennis* anscheinend überein. Der Komplex *flavens* überträgt breite, mehr oder weniger gelblichgrüne Blätter und sehr schlanke Früchte. In den ditypen Eizellen ist der Komplex *flavens* häufiger als *albicans*, im Pollen fehlt *albicans* in aktivem Zustand vollständig.

Nicht lebensfähige Homozygoten, also aus genotypischer Ursache taube Samen, kommen nur dort vor, wo die Eizellen dityp sind, bei strenger Heterogamie (*O. muricata*) fehlen sie. Zweierlei Homozygoten sind bei der isogamen *O. Lamarekiana* anzunehmen, ein homozygotischer Typus bei den halb heterogamen Arten *O. biennis* (*rubens* • *rubens*) und *O. suaveolens* (*flavens* • *flavens*).

Bei Kreuzungen zwischen den Arten ist die erste Generation einförmig, wenn monotype Eizellen mit monotypem Pollen verbunden werden. Die F₁ ist zweiförmig, wenn ditype Keimzellen mit monotypen, und vierförmig, wenn ditype Keimzellen mit ditypen verbunden werden. In

günstigen Fällen sind alle Kombinationen lebensfähig, in anderen treten gewisse heterozygotische Typen als nicht ergrünende, sehr früh absterbende Keimlinge oder gar nur als taube Samen mit winzigen Embryonen in die Erscheinung. Die Arten, die bei Selbstbestäubung zahlreiche taube Samen erzeugen, weil ihre Samenanlagen dityp sind, bringen in solchen Kreuzungen, die unter den Keimpflanzen oder noch später mehrere Bastardtypen erkennen lassen, fast lauter keimfähige Samen hervor.

Reziproke Kreuzungen zwischen zwei heterogamen Arten oder zwischen einer heterogamen und einer isogamen Art können keine identischen Bastarde geben, weil eine heterogame Art als Vater ganz andere Erbanlagen überträgt denn als Mutter (de Vries). Reziproke Verbindungen isogamer Arten bzw. isogamer Komplexe liefern annähernd identische Bastarde.

Einförmig ist die F_1 -Generation der Kreuzung *O. muricata* \times *biennis*. der Bastard hat die Formel *rigens* \cdot *rubens*.

Einförmig scheint die F_1 der Kreuzung *O. Lamarckiana* \times *biennis*; Lebensfähig ist nämlich nur der Bastard *fallax* = *velans* \cdot *rubens*, die Kombination *gaudens* \cdot *rubens* ist durch taube Samen vertreten.

Bei der Keimung zweiförmig ist die F_1 der Kreuzung *O. Lamarckiana* \times *muricata*. Lebensfähig ist der Bastard *gracilis* = *velans* (?) \cdot *curvans*, auf sehr frühem Stadium stirbt die Kombination *gaudens* (?) \cdot *curvans*. Ebenso verhält sich die Kreuzung *O. biennis* \times *muricata*; die lebensfähige *gracilis*-Form ist *albicans* \cdot *curvans*; die Verbindung *rubens* \cdot *curvans* ist wohl noch keimfähig, die Keimlinge ergrünen aber nicht.

Zwei lebensfähige Bastardformen, Zwillingsbastarde, treten in folgenden Kreuzungen auf: *O. muricata* \times *Lamarckiana* liefert *velutina* = *rigens* \cdot *velans* und *laeta* = *rigens* \cdot *gaudens*. *O. biennis* \times *suaveolens* liefert *albicans* \cdot *flavens* = *suaveolens* (*suavis*) und *rubens* \cdot *flavens* = *flava*. *O. suaveolens* \times *biennis* liefert *albicans* \cdot *rubens* = *biennis* (*redempta*) und *flavens* \cdot *rubens* = *flava*. Die *flava*-Typen der beiden reziproken Kreuzungen sind identisch. *O. Lamarckiana* \times *suaveolens* liefert *velans* \cdot *flavens* = *suavi-velutina* und *gaudens* \cdot *flavens* = *suavi-laeta*.

Aus drei lebensfähigen Bastardformen besteht die F_1 der Kreuzung *O. biennis* \times *Lamarckiana*. Es treten auf: *albicans* \cdot *velans* = *velutina*, *albicans* \cdot *gaudens* = *laeta*, *rubens* \cdot *velans* = *fallax*, diese mit der auf reziprokem Wege gewonnenen *fallax* identisch. Die vierte Kombination *rubens* \cdot *gaudens* ist nur durch taube Samen vertreten.

Vier lebensfähige Formen setzen die F_1 der Kreuzung *O. suaveolens* \times *Lamarckiana* zusammen, nämlich *flavens* \cdot *velans* = *suavi-velutina*, *flurens* \cdot *gaudens* = *suavi-lacta* (diese beiden mit den Zwillingen der reziproken Kreuzung identisch), *albicans* \cdot *velans* = *bienni-velutina*, *albicans* \cdot *gaudens* = *bienni-lacta* (diese beiden mit den Zwillingen aus *O. biennis* \times *Lamarckiana* identisch).

Die artunterscheidenden Faktorenkomplexe bleiben in den Keimzellen der Bastarde in ihrem Hauptbestand meistens unverändert. Nur in bezug auf gewisse untergeordnete Merkmale tritt bei den im übrigen konstanten Bastardrassen in F_2 fast immer Mendelsche Spaltung ein, nämlich nach der Nervenfarbe, wenn ein weißnerviger und ein rotenerviger Komplex verbunden worden sind, nach der Blütengröße, nach der Griffellänge. Faktorenaustausch kann auch zwischen einem aktiven und einem inaktiven Keimzelltypus stattfinden.

Ob ein Faktor mendelt oder mit dem ihn tragenden Komplex fest im Zusammenhang bleibt, hängt von der Beschaffenheit des antagonistischen Komplexes ab.

Auch das Verhältnis der Komplexe zum Geschlecht der Keimzellen bleibt in den Bastarden im allgemeinen dasselbe wie in den Arten. Ein isogamer Komplex bleibt isogam, ein heterogamer bleibt heterogam. Bei den meisten hergestellten Bastarden sind die Bedingungen für die Bildung von Homozygoten bei Selbstbefruchtung gegeben, weil die Keimzellen wenigstens in einem Geschlecht dityp zu sein pflegen, die Zahl der tauben Samen ist deshalb meistens beträchtlich. Die Konstanz der Artbastarde in unserer Gruppe beruht demnach nur zu einem geringen Teil auf der Wiederherstellung eines homozygotischen Zustandes, zur Hauptsache darauf, daß jeweils nur eine heterozygotische Kombination zugelassen wird und die Kombinationen, die in bezug auf den Kern der Anlagenkomplexe homozygotisch sind, entweder (bei Heterogamie) sich gar nicht bilden können oder (bei Isogamie) nicht lebensfähig sind, genau wie bei den zu den Kreuzungen verwendeten heterozygotischen Arten.

Sind die im gleichen Geschlecht aktiven Komplexe einer Art durch Kreuzung mit einer anderen Art voneinander getrennt, auf ein Paar von Zwillingbastarden verteilt, so kann durch Kreuzung der Zwillinge die Art wieder hergestellt werden. So gelingt die Synthese der *O. Lamarckiana* aus den Zwillingen *O. (biennis* \times *Lamarckiana*) *lacta* und *velutina*.

Im übrigen geben die Bastarde bei Kreuzung mit Arten oder mit anderen Bastarden ein- bis vierförmige Nachkommenschaft, je nach dem heterogamen oder isogamen Verhalten der Komplexe.

Ausnahmsweise reißt sich ein Faktor, der sonst an den zugehörigen Komplex fest gebunden ist, bei der Keimzellbildung eines Bastardes von seinem Komplex los und geht auf den antagonistischen Komplex über. So verhält sich in seltenen Fällen der Faktor, der die Rotfärbung der Haarbasen bedingt, bei dem Bastard *O. (Lamarckiana* \times *biennis*) *fallax* und reziprok.

Die Variabilität aller Zahlenverhältnisse zwischen den Kombinationen ist zum Teil wohl darauf zurückzuführen, daß Pollenzellen, die verschiedene haploide Genotypen darstellen, verschiedene und von den Außenbedingungen in verschiedener Weise beeinflusste Keimungs- und Wachstumsgeschwindigkeit haben können, auch wenn sie im selben Pollensack entstanden sind.

Es wird die Vermutung ausgesprochen, daß die in einer Art jeweils verbundenen Komplexe allgemein nicht absolut stabil sind, sondern gelegentlich Faktoren miteinander austauschen, und daß ein Teil der aus *O. Lamarckiana* und anderen komplexheterozygotischen Arten hervorgehenden „Mutanten“ durch solchen Faktorenaustausch zwischen den Komplexen entsteht.

Auf dem angedeuteten Wege dürfte die Mutante *rubrinervis* entstanden sein. Sie unterscheidet sich von *O. Lamarckiana* in beiden Komplexen. Der *velans*-Komplex ist sehr wenig modifiziert, aber doch nicht ganz unverändert. Statt des *gaudens*-Komplexes enthält *O. rubrinervis* den Komplex *subvelans*, der etwa in der Mitte zwischen *gaudens* und *velans* steht. Mit den beiden Komplexen der *O. biennis* liefern beide Komplexe der *O. rubrinervis* lebensfähige Verbindungen: Die Kreuzung *O. rubrinervis* \times *biennis* gibt *fallax* = *velans* \cdot *rubens* und die sehr ähnliche *subfallax* = *subvelans* \cdot *rubens*, die Kreuzung *O. biennis* \times *rubrinervis* gibt *velutina* = *albicans* \cdot *velans*, die sehr ähnliche *subvelutina* = *albicans* \cdot *subvelans*, weiter *fallax* = *rubens* \cdot *velans* und *subfallax* = *rubens* \cdot *subvelans*. Die Kreuzung *O. rubrinervis* \times *Lamarckiana* zeigt, daß auch der *velans*-Komplex etwas abgeändert ist. Denn die beiden Bastardformen, die aus der Kreuzung hervorgehen, sind mit den Elterarten nicht identisch; *subvelans* \cdot *velans* ist *blanda*, nicht *rubrinervis*, und die Verbindung *velans* \cdot *gaudens* ist der *O. Lamarckiana* zwar sehr ähnlich, aber doch nicht ganz gleich; *subvelans* \cdot *gaudens* scheint nicht lebensfähig zu sein.

Von der Mutante *O. Lamarckiana-nanella* ist vorläufig nur so viel zu sagen, daß der Zwergcharakter dem *velans*-Komplex zukommt und über die im *gaudens*-Komplex vererbte hohe Statur dominiert; denn von den Zwillingsbastarden treten nur die *velutina*-Formen als Zwerge auf, nicht die *lacta*-Formen. In Verbindung mit den Komplexen anderer

Arten (z. B. *muricata*) ist aber das Zwergmerkmal rezessiv, Zwerge können also erst in der zweiten Bastardgeneration als Homozygoten auftreten. Der Zwergfaktor gehört demnach in diesen Verbindungen zu den mendelnden Faktoren, während er in der *O. Lamarekiana-nanella* nicht von *velans* auf *gaudens* übergeht. — Ebensogut oder noch besser verständlich sind die Erscheinungen, wenn wir annehmen, daß der Zwergcharakter immer rezessiv ist, daß er dem *gaudens*-Komplex der *O. Lamarekiana* immer angehört und gewöhnlich nicht, aber doch gelegentlich auf *velans* übergeht.

Für *O. Lamarekiana-gigas* wird die experimentell leicht zu prüfende Hypothese aufgestellt, daß ihre Keimzellen die Konstitution (*velans* + *gaudens*) haben. Das Ausbleiben der *laeta-velutina*-Spaltung in der Kreuzung mit *O. biennis* ♀ wäre damit erklärt.

Bei der Rückkreuzung gewisser Bastarde mit den Elterarten treten Erscheinungen auf, die auf eine tiefere Veränderung der ursprünglichen Komplexe in der neuen, durch Kreuzung herbeigeführten Verbindung hinweisen. Vor allem ist gelegentlich eine Verbindung eines Komplexes lebensfähig, wenn der betreffende Komplex aus einem Bastard stammt, während dieselbe Verbindung nicht verwirklicht werden kann, wenn der Komplex der Art entnommen wird. Ebenso kann umgekehrt eine aus der Art in lebensfähiger Form zu gewinnende Verbindung gelegentlich aus dem Bastard nicht gewonnen werden.

Diese Erfahrungen legen die Aufstellung folgender Hypothese über die Entstehung der komplexheterozygotischen Arten nahe. Das Ausgangsmaterial sind homozygotische Arten wie *O. Hookeri*, *Cockerelli*. Durch Kreuzung zweier solcher Arten entsteht dann und wann ein Bastard, in dessen Keimzellen die beiden vereinigten Komplexe durch Faktorenaustausch so verändert werden, daß die Komplexe nicht mehr in homozygotischer Form lebensfähig sind, daß also die Elterarten nicht aus dem Bastard herauspalten können. Vertragen sich die bei der Keimzellbildung modifizierten Komplexe auch in heterozygotischer Verbindung nicht mehr miteinander, so ist der Bastard selbststeril und kann sich nicht erhalten. Gewöhnlich aber liefern bei den Önotheren die Keimzellen der F_1 eine lebensfähige, bald mehr bald weniger vielförmige heterozygotische Nachkommenschaft, und damit ist der Bestand einer oder mehrerer dauernd heterozygotischer Formen gesichert. Durch weitere Kreuzungen zwischen schon heterozygotischen Formen entstehen weitere Scharen von neuen, untereinander teilweise wenig verschiedenen heterozygotischen Arten.

München-Zamdorf, im Januar 1917.

Nachschrift.

Nach der Absendung des Manuskripts sind mir noch zwei Mitteilungen von Davis (1916 a und b) zugegangen, und auch von de Vries ist ein neuer Beitrag erschienen (1917). In Fußnoten habe ich auf diese drei Arbeiten schon an verschiedenen Stellen Bezug genommen.

Davis ist es in Verfolgung seines alten Ziels gelungen, durch Synthese einen sehr *Lamarckiana*-ähnlichen Typus zu gewinnen, den er *neo-Lamarckiana* nennt. In der primären Kreuzung ist *O. franciscana* die Mutter, mit schmalen Blättern, roten Haarpolstern, rotstreifigen Kelchen, großen langgriffeligen Blüten; *biennis* ist Vater. Das stimmt mit den Ergebnissen unserer analytischen Versuche über die Beschaffenheit der Komplexe *velans* und *gaudens* aufs beste überein. Die F_1 der Kreuzung spaltet stark, die eigentliche *neo-Lamarckiana* ist erst in F_3 entstanden und ist noch nicht konstant, sondern spaltet bei Selbstbestäubung noch immer *franciscana*-ähnliche (homozygotische?) Typen ab; bei Kreuzung mit *O. biennis* ♀ und mit *O. biennis*-Chicago ♂ liefert sie Zwillinge. Davis, der seit dem Erscheinen meiner ersten Mitteilung die tauben Samen berücksichtigt, bringt die Inkonstanz der gewonnenen Form mit ihrem hohen Gehalt an keimfähigen Samen (87% in F_3) in Beziehung und sucht nun nach Typen mit geringerer Fruchtbarkeit, die vielleicht konstant werden. Seine Versuche bewegen sich also genau in der Richtung, die auch mir als die aussichtreichste erscheint.

Auch de Vries nimmt jetzt an, daß *O. Lamarckiana* dauernd zwei Typen von Keimzellen bildet, die er *laeta* und *velutina* nennt und die in homozygotischer Kombination taube Samen erzeugen. Der *velutina*-Typus (unser *velans*-Komplex) soll durch primäre Mutation aus *laeta* (unserem *gaudens*-Komplex) entsprungen sein, und *O. Lamarckiana* ist, weil aus einer mutierten und einer nicht mutierten Keimzelle der hypothetischen homozygotischen Stammart hervorgegangen, eine „Halbmutante“. Als Vollmutante gehört zu ihr die homozygotische(?) Mutation *velutina*, die de Vries als Abkömmling der *Lamarckiana* vor kurzem aufgefunden hat.

Die Frage, wie die *Lamarckiana* entstanden sein mag, ist wie alle derartigen historischen Fragen im strengen Sinn nicht exakt lösbar. Aber geben wir einmal zu, daß der *velutina*-Komplex infolge einer spontanen Abänderung von *laeta* ins Leben getreten sei, und daß gleichzeitig, ebenfalls durch Mutation, sowohl *laeta* wie *velutina* einen „letaln Faktor“ erworben haben, der ihnen die Möglichkeit homozygotischer Existenz raubte, so ist die *Lamarckiana* eben doch nicht mehr und nicht weniger als ein heterozygotisches Wesen, das verschiedene Keimzellen immer erzeugen muß, nicht infolge einer seltsamen Mutabilität unter gewissen Bedingungen erzeugen kann. De Vries nennt das dauernde Auftreten von *velutina*- neben *laeta*-Keimzellen „sekundäre Mutation“, und zwar im Anschluß an Bartlett (1915) sekundäre „Massenmutation“. Ich kann nicht finden, daß zwischen diesem Vorgang und monohybrider Mendelspaltung ein Unterschied besteht.

Im übrigen sieht de Vries in der Bastardierung der *Lamarckiana* ein Mittel, die beiden Komplexe in Form von Zwillingbastarden getrennt zu studieren, und er hat auch schon begonnen, die Mutanten im selben Sinn zu analysieren, wie es in den oben mitgeteilten Versuchen geschehen ist. Bei seiner unvergleichlichen Erfahrung wird er uns sicher in Kürze die Aufklärung der wichtigsten Mutantentypen bescheren.

Ulm, im September 1917.

Zitierte Literatur.

- De Vries, H. Die Mutationstheorie. 1. Bd. 1901, 2. Bd. 1903.
- Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *O. muricata* L. *Biolog. Centralblatt*, 1911, Bd. 31, S. 97.
- Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913.
- The probable origin of *Oenothera Lamarckiana* Ser. *Bot. Gaz.* 1914, vol. 59, p. 345.
- 1915 a. The coefficient of mutation in *Oenothera biennis* L. *Bot. Gaz.* 1915, vol. 59, p. 169.
- 1915 b. Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme in Samen durch Druck. *Biolog. Centralblatt*, 1915, Bd. 35, S. 161.
- 1915 c. Über amphikline Bastarde. *Berichte der Deutsch. Bot. Gesellschaft*, 1915, Bd. 33, S. 461.
- 1915 d. *Oenothera gigas nanella*, a Mendelian mutant. *Bot. Gaz.* 1915, vol. 60, p. 337.
- 1916 a. Die endemischen Pflanzen von Ceylon und die mutierenden Önotheren. *Biolog. Centralblatt*, 1916, Bd. 36, S. 1.
- 1916 b. Gute, harte und leere Samen von *Oenothera*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1916, Bd. 16, S. 239.
- Halbmutanten und Zwillingbastarde. *Berichte der Deutsch. Bot. Gesellschaft*, 1917, Bd. 35, S. 128.
- Atkinson, G. F. Sorting and blending of „unit characters“ in the zygote of *Oenothera* with twin and triplet hybrids in the first generation. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1916, Bd. 16, S. 193.
- Bartlett, H. H. Twelve elementary species of *Onagra*. *Cybele Columbiana*, 1914, vol. 1, p. 37.
- Additional evidence of mutation in *Oenothera*. *Bot. Gaz.*, 1915, vol. 59, p. 81.
- Mass mutation in *Oenothera pratincola*. *Bot. Gaz.*, 1915, vol. 60, p. 425.
- Bateson, W. Mendels Vererbungs-theorien. Übersetzt von A. Winckler. Leipzig 1914.
- Baur, E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1. Auflage 1911, 2. Auflage 1914.
- Belling, J. The mode of inheritance of semi-sterility in the offspring of certain hybrid plants. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1914, Bd. 12, S. 303.
- Cook, O. F. Mendelism and interspecific hybrids. *Amer. Naturalist*, 1913, vol. 47, p. 239.
- Correns, C. Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. *Berichte der Deutsch. Bot. Gesellschaft*, 1902, Bd. 20, S. 159.
- Davis, B. M. 1910 a. Cytological studies on *Oenothera*. II. The reduction division of *Oenothera biennis*. *Annals of Bot.*, 1910, vol. 24, p. 631.
- 1911 a. III. A comparison of the reduction divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *O. gigas*. *Ebenda*, 1911, vol. 25, p. 941.
- 1910 b. Genetical studies on *Oenothera*. I. Notes on the behavior of certain hybrids of *Oenothera* in the first generation. *Amer. Naturalist*, 1910, vol. 44, p. 108.
- 1911 b. II. Some hybrids of *O. biennis* and *grandiflora* that resemble *O. Lamarckiana*. *Ebenda*, 1911, vol. 45, p. 193.
- 1912. III. Further hybrids of *O. biennis* and *O. grandiflora* that resemble *O. Lamarckiana*. *Ebenda*, 1912, vol. 46, p. 377.

- Davis, B. M. 1913. IV. The behavior of hybrids between *O. biennis* and *O. grandiflora* in the second and third generations. *Ebenda*, 1913, vol. 47, p. 449.
- 1914. V. Some reciprocal crosses of *Oenothera*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1914, Bd. 12, S. 169.
- 1915 a. A method of obtaining complete germination of seeds in *Oenothera* and of recording the residue of sterile seed-like structures. *Proceed. of the National Academy of Sciences*, 1915, vol. 1, p. 360.
- 1915 b. The test of a pure species of *Oenothera*. *Proceed. of the American Philosophical Society*, 1915, vol. 54, p. 226.
- 1916 a. Hybrids of *Oenothera biennis* and *O. franciscana* in the first and second generations. *Genetics*, 1916, vol. 1, p. 197.
- 1916 b. *Oenothera neo-Lamarckiana*, hybrid of *O. franciscana* Bartl. \times *O. biennis* L. *Amer. Naturalist*, 1916, vol. 50, p. 688.
- East, E. M. Inheritance of flower size in crosses between species of *Nicotiana*. *Bot. Gaz.* 1913, vol. 55, p. 177.
- Ernst, A. Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1917, Bd. 17, S. 203.
- Federley, H. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten intermediären Artbastarde. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1913, Bd. 9, S. 1.
- Chromosomenstudien an Mischlingen I, II, III. Referat von Tischler in *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1917, Bd. 18, S. 62.
- Gates, R. R. Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. *Biolog. Centralblatt*, 1913, Bd. 33, S. 92.
- Gates, R. R., and Thomas, N. A cytological study of *Oenothera mut. lata* and *Oe. mut. semilata* in relation to mutation. *The quarterly Journal of Microscopical Science*, 1914, vol. 59, p. 523.
- Geerts, J. M. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. *Recueil trav. bot. néerland.* 1909, vol. 5, p. 93.
- Haase-Bessell, Gertraud. Digitalisstudien I. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1916, Bd. 16, S. 293.
- Heribert-Nilsson, N. Pollenslangarnas tillväxthastighet hos *Oenothera Lamarckiana* och *gigas*. *Botaniska Notiser*, 1911, p. 19.
- Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1912, Bd. 8, S. 89.
- Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. *Lunds Universitets Årsskrift*, 1915, Bd. 12, Nr. 1.
- Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. *Berichte der Deutsch. Bot. Gesellschaft*, 1916, Bd. 34, S. 870.
- Honing, J. A. Die Doppelnatur der *Oenothera Lamarckiana*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1911, Bd. 4, S. 227.
- Jeffrey, E. C. Spore conditions in hybrids and the mutation hypothesis of de Vries. *Bot. Gaz.*, 1914, vol. 58, p. 322.
- Jesenko, J. Über Getreide-Speziesbastarde (Weizen-Roggen). *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre*, 1913, Bd. 10, S. 311.

- Johannsen, W. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2. Aufl. Jena 1913.
- Jost, L. Über die Selbststerilität einiger Blüten. Botan. Zeitung, 1907, Jahrg. 65, S. 77.
- Klebahn, H. Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen Önotheren aus der Lüneburger Heide. Jahrb. d. Hamburg. Wissensch. Anstalten, Bd. 31, 3. Beiheft, 1914.
- Lehmann, E. Über Bastardierungsuntersuchungen in der Veronica-Gruppe agrestis. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1914, Bd. 13, S. 88.
- Lotsy, J. P. Kreuzung oder Mutation die mutmaßliche Ursache der Polymorphie? Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1915, Bd. 14, S. 204.
- MacDougal, D. T., Vail, Shull and Small. Mutants and hybrids of the Oenotheras. Carnegie Inst. of Washington, 1905, Publ. No. 24.
- Renner, O. Befruchtung und Embryobildung bei Oenothera Lamarckiana und einigen verwandten Arten. Flora, 1914, Bd. 107, S. 115.
- Die tauben Samen der Önotheren. Berichte der Deutsch. Bot. Gesellschaft, 1916, Bd. 34, S. 858.
- Rosen, F. Die Entstehung der elementaren Arten von Erophila verna. Cohns Beitr. z. Biologie d. Pfl., 1911, Bd. 10, S. 379.
- Saunders, E. R. On the mode of inheritance of certain characters in double-throwing stocks. A reply. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1913, Bd. 10, S. 297.
- Sirks, J. M. Stérilité, auto-inconceptibilité et différenciation sexuelle physiologique. Arch. néerland. d. sc. exact. et natur., série B, 1917, t. 3, p. 205.
- Stomps, Th. Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Önotheren. Biolog. Centralblatt, 1916, Bd. 36, S. 129.
- Tanaka. Occurrence of different systems of gametic reduplication in male and female hybrids. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1915, Bd. 14, S. 12.
- Tischler, G. Neuere Arbeiten über Oenothera. Sammelreferat. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre, 1911, Bd. 5, S. 324.
- Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. Progr. rei bot., 1915, Bd. 5, S. 164.
- Tschermak, A. v. Über das verschiedene Ergebnis reziproker Kreuzungen von Hühnerassen und über dessen Bedeutung für die Vererbungslehre (Theorie der Anlagenschwächung oder Genasthenie). Biolog. Centralblatt, 1917, Bd. 37, S. 217.
- Winkler, Hans. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot., 1916, Bd. 8, S. 417.

Referate.

Heribert-Nilsson, N. Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. 12, N. 1. Kungl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar. N. F. Bd. 27, Nr. 1. 132 S.

Nach Heribert-Nilsson entstehen die in der Nachkommenschaft der *Oenothera Lamarckiana* auftretenden neuen Formen nicht durch einen Vorgang eigner Art, durch Mutation, sondern infolge der nach den Mendelschen Regeln stattfindenden Umgruppierung, welcher die erblichen Eigenschaften bei jeder Befruchtung unterzogen werden. Er bezeichnet die abweichenden Formen daher nicht als Mutanten, sondern als Kombinanten. Die vorliegende Arbeit sucht weitere Beweisgründe für diese Auffassung beizubringen. Da die genaue Feststellung der von de Vries als Mutationsprozent bezeichneten Zahlen dabei eine besondere Bedeutung gewinnt, ist die Erfahrung von Wichtigkeit, daß unter den später aufgehenden und langsam und schwächer wachsenden Pflanzen eine größere Zahl von Abweichungen vorhanden ist als unter den sich rasch entwickelnden. Der Versuchsansteller muß daher neben anderen Vorsichtsmaßregeln namentlich auch die beachten, daß die langsamer wachsenden Pflanzen nicht zugunsten der andern vernachlässigt werden. Die noch keineswegs geklärte Frage nach dem Ursprung der *Oenothera Lamarckiana* hält Verfasser für belanglos, wenn es sich darum handelt, die Variabilitätserscheinungen der Pflanze zu erforschen. Wichtig ist es aber, ihre erbliche Konstitution genau kennen zu lernen. *Oenothera Lamarckiana* und insonderheit auch die Rasse, die Verfasser untersucht hat, bildet zwar einen sehr einheitlichen Durchschnittstypus, aber schon in seiner Arbeit von 1912 (Z. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre) hat Verfasser gezeigt, daß sie eine gewisse Polymorphie aufweist. Mit dieser Feststellung hält er auch die Möglichkeit für gegeben, die Mutanten durch Neukombinationen abweichender Eigenschaften innerhalb der Art zu erklären.

In der vorliegenden Arbeit hat Verfasser seine Aufmerksamkeit in erster Linie der roten (R) oder weißen (r) Farbe der Blattnerven zugewendet, der einzigen qualitativen Verschiedenheit, die er innerhalb der *Oenothera Lamarckiana* gefunden hat. Auch die meisten Kombinanten zeigen diese Verschiedenheit. Durch zahlreiche Versuche, die eine umfangreiche Tabelle zusammenstellt, ergab sich, daß die Nachkommen selbstbefruchteter rotnerziger *Lamarckiana*-Pflanzen (R) oder die von Kreuzungen dieser mit andern rotnerzigen *Lamarckiana*-Pflanzen oder mit rotnerzigen Kombinanten ($R \times R$) in rotnerzige und weißnerzige Pflanzen aufspalten, und zwar in einem Verhältnis, das zwischen $R : r = 2 : 1$ und $R : r = 3 : 1$ liegt und sich also einer monohybriden Mendelspaltung nähert. Die Nachkommen weißnerziger

Pflanzen und der Kreuzungen weißnerviger Pflanzen (r und $r \times r$) sind dagegen ausnahmslos weißnervig.

In der großen Masse der spaltenden Nachkommen der rotnervigen Pflanzen fallen einzelne stark abweichende Zahlenverhältnisse auf, die auf 9 : 1 und selbst auf 16 : 1 ansteigen. Diese Verhältnisse könnten, soweit sie nicht durch das bereits erwähnte stärkere Wachsen der rotnervigen Pflanzen zu erklären sind, auf polymere Spaltungen bei der Gametenbildung hinweisen. Verfasser findet indessen in der Annahme einer „Reduplikation“ der Gameten mit dem positiven Faktor eine Möglichkeit, auch solche Verhältnisse aus regelrechten monohybriden Spaltungen herzuleiten ($R, R, r \times R, R, r = 4RR, 4Rr, 1rr$, also $R : r = 8 : 1$; $R, r \times R, R, r = 2RR, 3Rr, 1rr$, also $R : r = 5 : 1$, usw.). Daß derartige Reduplikationen wirklich vorkommen, scheint aus Rückkreuzungsversuchen hervorzugehen. Mit den Pollen eines rotnervigen Nachkommen der Vaterpflanze eines der in Frage kommenden Fälle wurde eine weißnervige Pflanze befruchtet. Das Ergebnis war die unerwartete Spaltung 2 : 1, statt 1 : 1, was durch Reduplikation erklärt werden kann ($r, r \times R, R, r = 4Rr, 2rr$, also 2 : 1). Bei einer Schwesterpflanze des erwähnten Nachkommen war indessen keine Reduplikation nachweisbar, so daß Verfasser annehmen muß, daß nicht alle Nachkommen einer reduplizierenden Pflanze diese Erscheinung wieder zeigen. Ein weiterer Fall ergab ein höheres Verhältnis, 2,2 : 1. Hier muß noch eine weitere Verwicklung vorliegen; vielleicht sind derartige Abweichungen durch ein rascheres Wachsen der R-Pollenschläuche zu erklären. Im übrigen ergaben die Rückkreuzungen von Kombinanten mit der Stammpflanze, sowohl $r \times R$ wie $R \times r$, und namentlich die letztere, stets fast genau das zu erwartende Verhältnis 1 : 1.

Als eines der bemerkenswertesten Ergebnisse der vorliegenden Versuche muß es angesehen werden, daß, während die Nachkommen der weißnervigen Pflanzen hinsichtlich der Nervenfarbe konstant sind, die Nachkommen der rotnervigen stets spalten. Es liegen Erfahrungen über 69 Nachkommenschaften vor, so daß ein Zufall ausgeschlossen ist. Die Kombination RR kann also nicht verwirklicht werden, die Verbindung $R, r \times R, r$ ergibt nur Rr, rR und rr . Das Spaltungsverhältnis sollte daher eigentlich 2 : 1 sein. Gefunden wurde aber, wie oben bemerkt wurde, daß es stets zwischen 2 : 1 und 3 : 1 liegt. Eine Erklärungsmöglichkeit gibt ein Gedanke, durch den Wilson eine ähnliche Erscheinung bei gelben Mäusen verständlich zu machen sucht. Danach würde aus physiologischen Gründen die Verschmelzung der R-Zellkerne unterbleiben, oder es würden die R-Pollenschläuche überhaupt nicht zu den R-Eizellen vordringen, sondern statt ihrer die überschüssig vorhandenen r-Pollenschläuche die Befruchtung der R-Eizellen mehr oder weniger vollständig mit vollziehen, so daß eine Annäherung an das Verhältnis Rr, Rr, rR, rr (3 : 1) eintreten kann. Für die Verhinderung des Zusammentretens der positiven Gameten führt Verfasser den Ausdruck „Prohibition“ ein; eine „Eliminierung“ bestimmter Gameten liegt seiner Ansicht nach nicht vor.

Ein sehr abweichendes Verhalten zeigt die Nachkommenschaft einer Riesenform, die Verfasser früher (1912) als „Kombination 7“ bezeichnet hat und jetzt *Gigantea*-Typus nennt. Zwar sind die weißnervigen Pflanzen auch hier konstant, und ebenso scheinen positive Homozygoten, soweit die Zahl der Versuche ein Urteil zuläßt, auch hier nicht gebildet zu werden. Aber das Spaltungsverhältnis $R : r$ ist meist wesentlich höher als bei *Lamarckiana* und steigt auf 30 : 1, in einem Falle sogar auf 70 : 1. Es spricht vieles dafür, daß hier polymere Spaltungsverhältnisse die Ursache sind, aber durch Reduplikation in höherem Verhältnis würde man dieselben Spaltungszahlen

auch errechnen können, z. B. würde sowohl $(R_1R_2, R_1r_2, r_1R_2, r_1r_2) \times (R_1R_2, R_1r_2, r_1R_2, r_1r_2)$ wie $(R, R, R, r) \times (R, R, R, r)$ das Verhältnis 15 : 1 ergeben usw. Das Eintreten von r-Pollenzellen für R-Pollenzellen würde sich bei polymerer Spaltung in geringerem Grade bemerkbar machen, weil die Zahl der r-Pollenzellen bei dimerer Spaltung nur $\frac{1}{4}$, bei trimerer nur $\frac{1}{8}$ der Gesamtmenge beträgt. Die Zahl der positiven Homozygoten, die durch Prohibition ausfällt, muß im Falle der Reduplikation eine größere sein, als im Falle der polymeren Spaltung. Weitere Einzelheiten dieser ziemlich verwickelten Verhältnisse mögen im Original nachgesehen werden, ebenso, was der Verfasser über ähnliche Komplikationen wie die der Rotnervigkeit der *Lamarckiana* bei anderen Arten mitteilt. In einem besonderen Abschnitt erörtert Verfasser dann noch die wichtige Beobachtung, daß der Faktor der Rotnervigkeit nicht bloß die rote Nervenfarbe bedingt, sondern seinen Einfluß auch in andern Organen und Verhältnissen der Pflanze, z. B. Fruchtlänge, Internodienlänge, Blattfarbe und -form, Knospenpigment, Keimungsenergie, Winterfestigkeit, geltend macht.

Die gewonnenen Erfahrungen führen zu einer Beurteilung der Mutationstheorie, die sich in den folgenden 5 Sätzen zusammenfassen läßt:

1. Das plötzliche und diskontinuierliche Entstehen neuer Formen deutet keineswegs unbedingt auf Mutation, sondern kommt auch im Bereiche der Mendelschen Erscheinungen vor. Auch die weißnervigen Pflanzen gehen plötzlich und diskontinuierlich aus rotnervigen hervor.

2. Wie der Zustand einer Mutationsperiode zustande kommen kann, zeigen die rotnervigen *Lamarckiana* Pflanzen. Wenn die positiven Homozygoten (im vorliegenden Falle RR) nicht möglich sind, müssen die positiv erscheinenden Nachkommen die Abspaltung der abweichenden Formen, der negativen Homozygoten (im vorliegenden Falle rr), immer wiederholen.

3. Das erklärt dann auch, warum die Rückkreuzungen der Mutanten mit der Stammart ($rr \times Rr$) schon in F_1 aufspalten.

4. Eine Veränderung aller Organe (Habitusveränderung), eine Erscheinung, die de Vries als besonders kennzeichnend für die Mutation ansieht, kann auch durch einen einzigen mendelnden Faktor wie R hervorgerufen werden.

5. Es ist besonders Wert darauf gelegt worden, daß die Zahlenverhältnisse, unter denen die Mutanten auftreten, keine Übereinstimmung mit Mendelzahlen haben. Die als Prohibition und Reduplikation bezeichneten Erscheinungen können aber beträchtliche Umformungen der Mendelzahlen hervorrufen; weitere Veränderungen sind auf Grund von Polymerie und Epistasie möglich.

Die Spaltungsverhältnisse der Rotnervigkeit können also nach Heribert-Nilsson einen einfachen Fall von Mutabilität demonstrieren.

Die künftige Forschung wird die faktorielle Analyse der *Oenothera Lamarckiana*, die bisher über dem Studium der Kreuzung dieser mit zahlreichen andern Arten vernachlässigt worden ist, einerseits durch strenge Reinzüchtung nach dem Vorbild der reinen Linien von Johannsen, anderseits durch Kreuzung der Mutanten unter sich und mit der Stammart zu lösen haben. Die älteren Arbeiten von de Vries, die diese Richtung einschlugen, entsprachen der Forderung der reinen Linien nicht genügend. Auch hielt de Vries *Lamarckiana* für eine Elementarart, was sie nach Heribert-Nilsson (1912) nicht ist. Verfasser hat bei seinen Versuchen seit 1907 strenge Reinkultur angewendet, um das Material in Deszendenz-Reihen zu zerlegen. In diesen Kulturen sind zahlreiche abweichende Formen aufgetreten, die im nächsten

Abschnitt der Arbeit beschrieben und abgebildet werden. Um dem Gedächtnis eine bessere Stütze zu geben, hat Verfasser seinen bisherigen Gebrauch, sie einfach als Kombinationen zu numerieren, verlassen und ihnen Namen beigelegt. Indem hinsichtlich der Einzelheiten auf das Original verwiesen werden muß, sei hier das folgende hervorgehoben:

Von den (19) neuen Formen entspricht nur ein kleiner Teil (*lata*, *nanella*, *albida*, vielleicht *scintillans* und *elliptica*) denen von de Vries genau. Die häufigste der de Vriesschen Mutationen, *oblonga* trat nie auf, ebenso wenig *gigas*, *rubrinervis* und *leptocarpa*. Was Verfasser an *rubrinervis* artigen und an Riesenformen erhielt, sind andere als de Vries' *gigas* und *rubrinervis*. Die jetzt als *Gigantea*-Typus bezeichnete „Kombination 7“ von 1912 wurde bereits erwähnt. Die Abweichungen gegenüber de Vries erklären sich daraus, daß das Ursprungsmaterial ein anderes war. Auch zeigen gerade diese Verhältnisse deutlich, daß *Oenothera Lamarckiana* keine Elementarart ist.

Das Auftreten der neuen Kombinanten wird dann an 5 Stammbäumen, die sich über 4 Jahre erstrecken, dargestellt und zahlenmäßig belegt. Als ein wichtiges Ergebnis geht daraus hervor, daß fortgesetzte Reinzüchtung innerhalb einer *Oenothera*-Population zu Reihen führt, die Kombinanten von bestimmten Typen abspalten unter Ausschluß anderer. Im einzelnen fällt auf, daß die Riesenkombinant und die *rubrinervis*-artigen Kombinant einander gegenseitig auszuschließen scheinen. Die Prozentzahlen der einzelnen Kombinant fallen in den verschiedenen Reihen oft sehr verschieden aus. Gesamtprozentzahlen würden diese bedeutungsvollen Verhältnisse verschleiern. Die Zahlen werden in einzelnen Reihen so hoch, daß sie sich monohybriden Mendelspaltungen nähern. Es scheint auch, als ob man durch fortgesetzte Reinzüchtung das Gesamtprozent der abgespaltenen Kombinant wesentlich steigern könnte.

Ein wichtiger Punkt in de Vries' Mutationstheorie ist der, daß die Mutanten zum größten Teil von Anfang an konstant sein sollen. Dagegen findet Heribert-Nilsson die Kombinant, vielleicht mit Ausnahme von *obscura* und *flavescens*, mehr oder weniger inkonstant. Einige, nämlich *undulata*, *stricta*, *longepetiolata*, *dependens*, spalten *Lamarckiana* in großem Prozentsatz ab, andere, *exceles*, *gigantea*, *curta*, *rubrisepala*, *pallida* und *crispa*, vermögen nicht *Lamarckiana* herzustellen, bringen aber neue Kombinant hervor. Im ganzen sind die Kombinant allerdings weniger variabel als *Lamarckiana*, was sich nach Heribert-Nilsson dadurch erklären läßt, daß ein Teil der Eigenschaften in das negative Homozygotenstadium übergegangen ist.

Von den Kombinantenkreuzungen sind namentlich die Kreuzungen der Stammform mit solchen Kombinant wichtig, die negative Homozygotenzustände sind, weil sie über den erblichen Aufbau der *Lamarckiana* Aufschluß zu geben vermögen. Verfasser bedauert, daß seine Versuche nicht so zahlreich sind, wie er es aus diesem Grunde für wünschenswert gehalten hätte. Da die Ergebnisse nicht einheitlich sind, folgert er, daß die Mutationskreuzungen nicht einen besonderen Kreuzungstypus bilden; die Annahme von Spaltungen und Rekombinationen erschließt aber das Verständnis der Erscheinungen. Von Einzelheiten ist das Verhalten der Kreuzung *rubrisepala* × *Lamarckiana* besonders bemerkenswert. Sie spaltet in F_1 neben *rubrisepala* und *Lamarckiana* im mittleren Verhältnis 3,33 : 1,5 : 1 einen ganz neuen Typus, *pallida*, ab, der nur auf diese Weise erhalten wird. Es handelt sich hier um eine notwendige Entstehung durch Faktorenkombination, nicht um eine nur mögliche durch Mutation aus unbekannten Gründen. Kreuzung von *pallida* mit *rubrinervis* oder mit *Lamarckiana* ergibt auch stets alle drei

Formen. Ähnliche Verhältnisse sind durch Baur bei *Antirrhinum* bekannt geworden.

Durch Kastrierungsversuche mit *Lamarckiana* und einer Anzahl Kombinant, auch mit *Oenothera biennis*, wurde endlich noch festgestellt, daß keine apogame Entwicklung stattfindet und Apogamie also die Ergebnisse der Versuche nicht beeinflußt.

Aus seiner Theorie der Mutation, die der Verfasser in der zusammenfassenden Darstellung aufstellt, mögen die Hauptzüge angedeutet sein. Daß die Mutationsperiode durch die Nichtrealisierbarkeit der positiven Homozygoten erklärt wird, wurde schon erwähnt. Unter der Annahme mehrerer gleichsinnig wirkender Faktoren, von denen jeder für sich allein *Lamarckiana* hervorruft (Polymerie), können die niedrigen Zahlen erklärt werden, die gewöhnlich bei der Mutation auftreten. Nimmt man z. B. 4 solche Faktoren (A, B, C, D) an, so sind von den 256 Kombinationen 175 nicht realisierbar

(z. B. A B C D A B C d A B c d A B c D A B c d usw.), 80 ergeben *Lamarckiana* (z. B. A B c d a b c d a b c d usw.), 80 ergeben *Lamarckiana* (z. B. a b c d a b c d usw.) und nur die eine ganz negative Homozygote $\frac{a b c d}{a b c d}$ weicht ab. Dar-

aus würde sich ein Mutationsprozent von 1,2 berechnen. Werden durch fortgesetzte Reinzucht Faktoren abgespalten, so entstehen Reihen von höherer Mutabilität; die trimere Reihe (A, B, C) würde 3,7%, die dimere (A, B) 11,1%, die monomere (A) 33,3% Mutanten ergeben. Die bei den Versuchen gefundenen Zahlenverhältnisse nähern sich diesen Zahlen. Die Erklärung auf dieser Grundlage zieht Verfasser einstweilen der Annahme von Repulsionsphänomenen oder von Reduplikationen vor. Für den weiteren Ausbau der Theorie ist die Annahme mehrerer polymerer Komplexe nötig, derart, daß die Abspaltung in jedem Komplex zu einer bestimmten negativen Kombinate führt, unbeeinflusst durch die positiven Faktoren der andern Komplexe. Es wären also z. B. a b c d E F G H und A B C D e f g h zwei verschiedene, von *Lamarckiana* abweichende Typen, a b c d E F G H und a b c d W X Y Z zwei gleich erscheinende aber sehr verschieden konstituierte abweichende Typen. Auch Doppelkombinanten (a b c d e f g h) sind dann möglich. Die Annahmen würden auch erklären, daß die Kreuzungen von Kombinant *Lamarckiana* ergeben können, es aber nicht immer tun. Aus der Verbindung a b c d E \times C D e f g h würden z. B. a b C D, a b C d, E f g h usw. (= *Lamarckiana*) hervorgehen können; wenn aber alle Kombinant einer bestimmten Gruppe sich durch das Fehlen der Faktoren M und N von *Lamarckiana* unterscheiden, sie also mn sind, so kann durch deren Kreuzung nie MN, also *Lamarckiana*, entstehen. Das Verhalten der aus Kombinant-Kreuzungen hervorgehenden *Lamarckiana*-Pflanzen bedarf weiterer Prüfung. Daß die Kombinant nur zum Teil konstant sind, wurde bereits erwähnt. Die Konstanten, die nicht *Lamarckiana* abspalten können, sind als negative Homozygoten (Rezessivformen) anzusehen, die inkonstanten als Heterozygoten. Zur Erklärung der Erblichkeitsverhältnisse der letzteren meint Verfasser de Vries' Theorie über Heterogamie heranziehen zu können, und zwar mit der Abänderung, daß Ei- und Pollenzellen nicht ganz verschiedene Eigenschaften, sondern eine oder mehrere Eigenschaften im „Absence-“ bzw. „Presence-Stadium“ enthalten. Hierzu möchte Referent bemerken, daß seine eigenen Erfahrungen über *biennis*-Kreuzungen mit den von de Vries zuerst an *Oenothera biennis*, *muricata* u. a. abgeleiteten Ansichten über Heterogamie im Widerspruch stehen (s. Jahrb. d. Hamburg. Wiss. Anstalten XXXI, 1913). Epistatische Einwirkung gewisser Faktorenkomplexe auf andere führt zuweilen Komplikationen der Spaltungsverhältnisse herbei;

der bereits erwähnten gegenseitigen Beeinflussung der *Gigas*- und *Rubrinervis*-Komplexe fügt Verfasser noch ein paar weitere Beispiele an. Während es durch fortgesetzte Reinkultur gelingt, aus *Lamarckiana* Reihen zu erziehen, die hochmutabel sind, ist es aber bisher noch nicht möglich gewesen, solche zu erhalten, die ihre Mutabilität einstellen. Nur in bezug auf die *brevistylis*- und *laerifolia*-Eigenschaften scheint dies in der Natur verwirklicht zu sein, da diese beiden Mutanten in der Kultur nie aufgetreten sind. Auch der Umstand, daß die Kreuzungen von *Lamarckiana* mit *brevistylis* einfachen Mendel-Spaltungen unterliegen, zeigt, daß das positive Homozygotenstadium in bezug auf die *brevistylis*-Eigenschaft verwirklicht werden kann. Die verschiedenartigen Kombinantien bringt Verfasser schließlich in folgende vier Gruppen.

1. Rezessive Kombinantien, wie *brevistylis*, die normal mendeln, deren Eigenschaften auch im positiven Homozygotenzustande verwirklicht werden können.

2. Rezessive Kombinantien, wie *rubrinervis*, *nanella*, *albida* u. a., die aus einer *Lamarckiana*-Reihe, in der sie einmal aufgetreten sind, ständig abgespalten werden, weil das positive Homozygotenstadium nicht möglich ist. Sie werden in niedrigen Prozentsätzen gebildet; sie sind insofern konstant, als sie *Lamarckiana* nicht abspalten.

3. Heterogame Kombinantien, wie *scintillans*, *dependens*, *lata* u. a., die in den weiblichen Gameten rezessiv, in den männlichen heterozygot sind. Sie gehen wie die vorige Gruppe ständig aus *Lamarckiana* hervor, sind aber bei Selbstbestäubung unbeständig, indem sie immer *Lamarckiana* abspalten.

4. Positive Kumulations Kombinantien, die im Homozygotenzustande teilweise verwirklicht werden können, so daß sie nicht *Lamarckiana* abspalten (*gigas*, *exelsa*, *gigantea*).

Im letzten Abschnitt der Arbeit kommt Verfasser auf die zytologischen Verhältnisse der Kombinantien zu sprechen. Der Versuch, in der verdoppelten oder vergrößerten Chromosomenzahl einiger Mutanten (*gigas*, *lata*) die Ursache ihrer abweichenden Erscheinung zu sehen, lag nahe genug. Verfasser meint aber, daß in der Mehrzahl der Fälle diese Erklärung versage, weil die Chromosomenzahl gegenüber der Stammart oder gegenüber den anderen Mutanten keine Abweichung zeigt, und daß man hier nur durch unbewiesene oder unbeweisbare Annahmen, wie unregelmäßigen Chromosomenaustausch, Veränderungen in den Chromosomenverhältnissen konstruieren könne; auf Unregelmäßigkeiten im zytologischen Bilde dürfe man nicht allzuviel Wert legen. Auch das Verhalten der *Gigas*-Form scheint nicht erklärt. Verfasser hat 9 verschiedene Riesenformen erhalten, die teils in allen teils nur in gewissen Organen Rieseneigenschaften haben. Er glaubt, daß die Chromosomenzahl ebenso durch die Kombination der erblichen Anlagen bedingt werde, wie die übrigen Eigenschaften der Kombinantien. Eine „Kumulation der Faktoren für Größe“ soll der Entstehung der Riesenformen zugrunde liegen und auch für die eigenartigen Variabilitätserscheinungen entscheidend sein, welche sowohl die *Oenothera* Riesen, wie auch in ganz ähnlicher Weise die bei *Primula sinensis* gefundenen Riesenformen (Keeble, Gregory, Digby) zeigen. In jüngster Zeit hat bekanntlich Winkler (Zeitschr. f. Bot. 1916) Riesenformen von Tomate und schwarzem Nachtschatten auf vegetativem Wege erhalten, also unter Ausschließung der Häufung erblicher Anlagen und in Formenkreisen, von denen zum mindesten der eine hinsichtlich Mutation und Hybridität völlig unverdächtig ist. Der kausale Zusammenhang zwischen der verdoppelten Chromosomenzahl und der Vergrößerung aller histologischen Elemente, zwischen dieser letzteren und dem morphologischen Aufbau er-

scheint hier unmittelbar einleuchtend. Diesen Erfahrungen gegenüber, die Heribert-Nilsson noch nicht bekannt waren, dürften seine Anschauungen über die Bedeutung der Chromosomenzahl einige Abänderungen erfahren müssen.
Klebahn.

Jeffrey, E. C. 1914. Spore condition in hybrids and the Mutation hypothesis of de Vries. Bot. Gazette 58, p. 322—336; with 4 plates.

Im Zusammenhang mit den von den verschiedensten Seiten angegriffenen Fragen, inwieweit die de Vriesschen *Oenothera*-Mutationen durch herabgesetzte Geschlechtszell-, bzw. Samenbildung eine andere Erklärung finden können, ist die obige Arbeit von Interesse. Der Verf. hat eine große Reihe von Arten und ihren Hybriden von den Embryophyten ab durch das ganze System aufwärts auf ihre Sporogenie untersucht und kommt zu folgendem Resultat:

Die Sporenbildung bei den Archegoniaten ist sehr normal. Spontane Bastardierungen sind sehr selten; wo sie vorkommen, ist die Sporenbildung stark gehemmt, so daß sich zwischen gutausgebildeten viele abortive Sporen befinden. So liegt die Sache bei *Equisetum littorale*, das als Bastard *arvense* × *limosum* aufzufassen ist, und einer großen Anzahl als Hybriden bekannter Farne, während alle reinen Formen gesunde Sporen haben.

Die Gymnospermen haben gesunde Pollen. Unter den Monokotylen sind als Beispiele für hybride Pflanzen mit abortivem Pollen Iris, Narcissus und die Gartentulpen genannt. Bei den Dikotylen sind besonders die Rosazeen mit viel abortivem Pollen befunden, die bekanntlich stark verbastardiert sind. Das gleiche gilt für die ganze Familie der Onagraceen, einschließlich *Oenothera*.

Der Verf. betrachtet auf Grund dieser Beobachtung die schlechte Pollenausbildung als Kriterium für die hybride Abstammung dieser Arten und bezeichnet solche, über deren Ursprung keine Nachricht vorliegt, als kryptohybrid.

Dabei zeigt es sich, daß, nach diesem Merkmal beurteilt, nah verwandte Arten sich rein halten, wenn sie phenologisch oder geographisch getrennt sind (so Rosa oder Sorbus in Insel- und Gebirgsisolierung), aber Hybridisation verraten, wo eine solche möglich ist.

Von diesen Gesichtspunkt aus ist *Oenothera* nicht der geeignete Ausgangspunkt, um eine Entscheidung über den Zusammenhang zwischen Mutation und Hybridation zu treffen.

E. Schiemann.

Pearl, Raymond and Surface, Frank M. On the inheritance of the barred color pattern in poultry. Arch. f. Entwickl.-mech. XXX, p. 46—61; 1 Fig., 2 Tfln., 1910.

Pearl, Raymond. Seventeen years selection of a character showing sex-linked mendelian inheritance. Americ. Naturalist. XLIX, p. 595—608, 1915.

Die barred *Plymouth Rocks-Hühner* zeichnen sich durch eine Gitterzeichnung aus. Diese kommt dadurch zustande, daß über jede Feder schwarze Querbinden laufen, die mit dem weißen Grundton abwechseln. Bei den Hähnen sind die dunkeln Bänder gewöhnlich etwas schmaler, wodurch diese heller wirken als die Hennen.

Um über den Vererbungsmodus dieser Gitterung klar zu werden, wurden die *Plymouth Rocks* mit einer sehr konstanten schwarzen Rasse, den *Cornish*

Indian Kampfhühnern gekreuzt. Das Resultat in F_1 war eine Spaltung folgender Art:

- I. Schwarze Henne \times gegitterter Hahn = *gegitterte Hennen und gegitterte Hähne* in gleicher Zahl.
 II. Gegitterte Henne \times schwarzer Hahn = *nur schwarze Hennen und nur gegitterte Hähne* in gleicher Zahl.

Danach ist der Faktor für Gitterung mit dem Geschlechtscharakter gekoppelt. Da das weibliche Geschlecht heterozygotisch ist, müssen wir folgende Formeln annehmen, wenn B der Faktor für Gitterung (Bar) ist und dominiert, und wenn F der Faktor für das weibliche Geschlecht ist.

ad. I. $bF \cdot bf \text{ ♀} \times Bf \cdot Bf \text{ ♂} = bF Bf \text{ ♀♀} + bf Bf \text{ ♂♂}$ alle gegittert.

ad. II. $bF Bf \text{ ♀} \times bf \cdot bf \text{ ♂} = bF bf \text{ ♀♀}$ (schwarz) + $Bf bf \text{ ♂♂}$ gegittert.

Die Resultate sind vollkommen analog den von Hagedoorn erhaltenen mit Gold- und Silberassendelter Hühnern. Die Silberfärbung vererbt sich dort genau wie hier die Gitterung.

Die Färbung der F_1 gegitterter Tiere ist sehr verschieden dunkel, aber ein Zweifel, ob Gitterung stattfindet oder nicht, kann nie bestehen.

Mit denselben gegitterten Plymouth Rocks wurde eine Auslese auf Eierproduktion betrieben und 17 Jahre in 3 verschiedenen Perioden durchgeführt.

1. Periode 1898—1907. Die Hühner legen ihre Eier in Fallennester. Ausgewählt werden alle Hennen, die > 150 Eier legen, alle Hähne, deren Mütter > 200 Eier gelegt haben im Jahr. Die Tiere werden nicht einzeln gehalten und nicht besonders gepaart. Das ist die Periode der Massenauslese, in der sich keine Verbesserung der Produktion erkennen läßt.

2. Periode 1909—1912. Individualauslese. 3 Serien werden angesetzt und getrennt gehalten: 1. solche, die > 30 Wintereier legen, 2. die < 30 Wintereier legen, 3. die gar keine Wintereier legen. Ferner gilt Verwandtschaftsauslese. In Serie 1 müssen alle Mütter und Schwestern > 30 Wintereier legen usw. Bei den Hähnen wird dieselbe Verwandtschaftsauslese betrieben. Außerdem ganz genaue Stammbaumanalyse.

3. Periode 1913—1915. Dasselbe wie bei 2, nur daß die Auslese der Serien 2 und 3 fortgelassen und nur Serie 1 weiter gezüchtet wird.

Folgendes sind die Resultate von 2 und 3. Die mittlere Eierproduktion von Serie 1 ist 51,49 Eier im Winter, von Serie 2 und 3 20,14. Die Selektion ist also sehr wirksam gewesen. Daß die Massenauslese zu keinem Erfolg geführt hat, liegt daran, daß Genotyp und Phaenotyp nicht dasselbe sind. Es kann eine Henne viel Eier legen, ohne genügend Faktoren dafür zu enthalten, diese Eigenschaft rein weiter zu vererben. Es wird angenommen, daß die Fähigkeit, viel Eier zu legen, von 2 Faktorenpaaren abhängig, von denen das Fehlen des einen mit dem Faktor für das weibliche Geschlecht gekoppelt ist. Wir müssen also Hühner zur Nachzucht auswählen, die (wenn F der Faktor für das weibliche Geschlecht ist, der, wie in obiger Arbeit erwähnt, heterozygotisch vorhanden ist, und L_1, L_2 die Faktoren für Eierproduktion, wobei F mit l_2 gekoppelt ist) die Formeln $f L_1 L_2 Fl_2 l$ oder $f L_1 L_2 Fl_2 L_1$, haben. Ob dies der Fall ist, kann man nur durch Individual- und Verwandtschaftsauslese sehen.

G. v. Ubisch.

Neue Literatur.

Unter Mitwirkung von

M. Daiber-Zürich, N. Heribert-Nilsson-Landskrona,
L. Kießling-Weihenstephan, T. Tammes-Groningen

zusammengestellt von

E. Schiemann-Berlin, G. Steinmann-Bonn.

(Im Interesse möglicher Vollständigkeit der Literaturlisten richten wir an die Autoren einschlägiger Arbeiten die Bitte, an die Redaktion Sonderdrucke oder Hinweise einzusenden, vor allem von Arbeiten, welche an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht sind.)

I. Lehrbücher, zusammenfassende Darstellungen, Sammelreferate über Vererbungs- und Abstammungslehre. — Arbeiten von mehr theoretischem Inhalt über Vererbung und Artbildung.

- Anonym**, 1916. Mendelism up to date. A review. Journ. Heredity. **7**. S. 17—23. 1 Textf.
- Armbruster, L.**, 1916. Ein Stück Mendelismus in der Schule. Monatshefte f. d. naturw. Unterricht (Verl. Teubner, Berlin). **9**. S. 441—450.
- Bailey, C.**, 1915. The story of the discovery, re-appearance and disappearance of a species of Evening Primrose (*Oenothera Lamarckiana*, Ser.). Proc. Cheltenham Nat. Sc. Soc. **3**. S. 25—28.
- Bartlett, H. H.**, 1916. The status of the mutation theory with especial reference to *Oenothera*. Am. Naturalist. **50**. S. 513—529.
- Becquerel, P.**, 1915. Latent life: its nature and its relations to certain theories of contemporary biology. Ann. Rep. Smithsonian Inst. 1914. S. 535—551.
- Biffen, R. H.**, 1916. The suppression of characters on crossing. Journ. Genetics. **5**. S. 225—228.
- Bölsche, W.** Der Stammbaum der Insekten mit Abbildungen nach Zeichnungen von Prof. H. Harder und R. Oeffinger. 2 Abt. Stuttgart, Franckh. 92 S. 8^o.
- Bölsche, W.**, 1916. Der Stammbaum der Tiere. Stuttgart, Franckh. 95 S. 8^o.

- Bridges, C. B.**, 1916. Nondisjunction as proof of the chromosome theory of heredity. *Genetics*. **1**. S. 1—53.
- Castle, W. E.**, 1916. Variability under inbreeding and crossbreeding. *Am. Naturalist*. **50**. S. 178—183.
- Castle, W. E.**, 1916. Can selection cause genetic change. *Am. Naturalist*. **50**. S. 248—256.
- Castle, W. E.**, 1916. New light on blending and Mendelian inheritance. *Am. Naturalist*. **50**. S. 321—334.
- Castle, W. E.**, 1916. Tables of linkage intensities. *Am. Naturalist*. **50**. S. 575—576.
- Castle, W. E.**, 1916. Bees and Mendelism. *Science N. S.* **44**. S. 101.
- Caullery, M.**, 1916. The present State of the problem of evolution. *Science N. S.* **43**. S. 547—559.
- Child, C. M.**, 1916. The basis of physiological individuality in organisms. *Science N. S.* **43**. S. 511—523.
- Claussen, R. E. and Goodspeed, T. H.**, 1916. Hereditary reaction system relations — an extension of Mendelian concepts. *Proc. nation. Acad. Sc.* **2**. S. 240—244.
- Conklin, E. G.**, 1916. The basis of individuality in organisms from the standpoint of cytology and embryology. *Science N. S.* **43**. S. 523—527.
- Correns, C.**, 1916. Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. *Biol. Centralbl.* **36**. S. 12—24.
- Correns, C.**, 1916. Individuen und Individualstoffe. *Die Naturwissenschaften*. **4**. S. 183—187, 193—198, 210—213.
- Coulter, J. M.**, 1915. *Evolution, heredity and eugenics*. Bloomington, Ill. School Science Series. **5**.
- Coulter, J. M.**, 1915. A suggested explanation of orthogenesis in plants. *Science N. S.* **42**. S. 859—863.
- Danforth, C. H.**, 1916. The inheritance of congenital cataract. *Am. Naturalist*. **50**. S. 442—448.
- Davenport, C. B.**, 1916. The form of evolutionary theory that modern genetical research seems to favor. *Am. Naturalist*. **50**. S. 449—465.
- Diels, L.**, 1916. Neue Beiträge zur Phylogenie der Angiospermen. Sammelreferat. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl.* **17**. S. 153—159.
- Dietrich, W. O.**, 1916. Unsere diluvialen Wildpferde. *Nat. Wochenschr.* N. F. **15**. S. 614—616.
- East, E. M.**, 1916. Significant accuracy in recording genetic data. *Am. Journ. Bot.* **3**. S. 211—222.
- East, E. M.**, 1915. An interpretation of sterility in certain plants. *Proc. Am. Phil. Soc.* **53**. S. 70—72.
- Emerson, R. A.**, 1916. The calculation of linkage intensities. *Am. Naturalist*. **50**. S. 411—420.
- Fehlinger, H.**, 1916. Über Entstehung menschlicher Rassenmerkmale. *Nat. Wochenschrift N. F.* **15**. S. 625—627.
- Franz, V.**, 1915. Die Vererbung erworbener Eigenschaften im Lichte neuerer Forschungen. *Mediz. Klinik*. **11**. S. 277—280.

- Frets, G. P.**, 1916. Variabilität en sortvorming. *De Gids*. 13 S.
- Friedenthal, H.**, 1916. Über den Grad der Blutsverwandtschaft in der Familie oder Sippschaft. *Zeitschr. f. Ethnologie*. **48**. S. 25—33.
- Gates, R. R.**, 1915. Heredity and mutations as cell phenomena. *Am. Journ. Bot.* **2**. S. 519—528.
- Gates, R. R.**, 1916. On pairs of species. *Bot. Gaz.* **61**. S. 177—212. 12 Textf.
- Gates, R. R.**, 1916. Huxley as a mutationist. *Am. Naturalist*. **50**. S. 126 bis 128.
- Gerhartz, H.**, 1916. Der aufrechte Gang des Menschen. *Die Naturwissenschaften*. **4**. S. 581—585, 598—603 und 613—618.
- Gerschler, M. W.**, 1916. Evolution — Mutation — Pendulation. *Nat. Wochenschr. N. F.* **15**. S. 177—180.
- Gerould, J. H.**, 1916. Mimicry in butterflies; a review. *Am. Naturalist*. **50**. S. 184—192.
- Gerould, J. H.**, 1916. The inheritance of seasonal polymorphism in butterflies. *Am. Naturalist*. **50**. S. 310—316.
- Goeldi, E. A.**, 1915. Über das Geschlecht im Tier- und Pflanzenreich insbesondere im Lichte der neueren Vererbungslehre. Bern. 66 S. 8^o ill.
- Goldschmidt, R.**, 1916. Genetic Factors and Enzyme Reaction. *Science N. S.* **43**. S. 77—100.
- Goldschmidt, R.**, 1916. Experimental intersexuality and the sex problem. *Am. Naturalist*. **50**. S. 705—718.
- Graevenitz, L. v.**, 1916. Entstehung der Arten, Variation und Hybridisation 1912. *Justs botan. Jahresbericht*. **40**, I. S. 1416—1482.
- Guenther, K.**, 1914. Gedanken zur Descendenztheorie. *Verh. dtsch. zool. Ges. auf d. 24. Gen.-Versamml. zu Freiburg i. Br.* 22 S.
- Gulick, J. T.**, 1916. Is inheritance modified by acquired characters? *Science N. S.* **44**. S. 611.
- Haeckel, E.**, 1916. Fünfzig Jahre Stammesgeschichte. *Hist. krit. Studie über die Resultate der Phylogenie*. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft*. **54**. S. 133—202 und als Buch. Jena, G. Fischer. 1916. 70 S. gr. 8^o.
- Haeckel, E.**, 1916. Über den Ursprung des Menschen. Vortrag geh. a. d. 4. intern. Zool. Kongreß in Cambridge am 26. August 1898. 12. Aufl. mit einem Nachwort über phyletische Anthropologie. Leipzig, A. Körner. 62 S. 8^o.
- Haecker, V.**, 1916. Über eine entwicklungsgeschichtlich begründete Vererbungsregel. *Mitt. Naturf. Ges. Halle a. S.* **4**. 7 S.
- Hansemann, D. v.**, 1916. Bemerkungen über die Beziehungen der Bastardierung zur Transplantation. *Arch. Entwicklungsmechanik d. Organismen*. **42**. S. 126—128.
- Harris, J. A.**, 1914. Current progress in the study of natural selection. *Pop. Science Monthly*. S. 128—146.
- Harris, J. A.**, 1916. An outline of current progress in the theory of correlation and contingency. *Am. Naturalist*. **50**. S. 53—64.
- Harris, J. A.**, 1916. Statistical studies of the number of nipples in the mammals. *Am. Naturalist*. **50**. S. 65.

- Hennig, E.**, 1916. Paläontologie und Entwicklungslehre. Die Naturwissenschaften. **4**. S. 514—518.
- Heribert-Nilsson, N.**, 1917. Eine Mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. dtsch. bot. Ges. **34**. S. 870—880.
- Hertwig, O.**, 1916. Das genealogische Netzwerk und seine Bedeutung für die Frage der monophyletischen oder der polyphyletischen Abstammungslehre. Arch. mikrosk. Anatomie. **89**, Abt. II. S. 227—242. 5 Textf.
- Hertwig, O.**, 1916. Graphische Darstellungsmethode für genealogische Forschungen. Sitzber. kgl. Akad. Wiss. Berlin. Heft 30. S. 613.
- Hertwig, O.**, 1916. Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie. Jena, G. Fischer. XII und 710 S. gr.8°. 115 Textf.
- Hertwig, P.**, 1917. Beeinflussung der Geschlechtszellen und der Nachkommenschaft durch Bestrahlung mit radioaktiven Substanzen. Sammelreferat. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **17**. S. 254—261.
- Heydenreich, E.**, 1913. Handbuch der praktischen Genealogie. 2. Aufl. Leipzig, Degener. 2 Bände. 398 und 483 S.
- I. C. C.**, 1915. Mendel en Mendelen. De Natuur. **35**. S. 289—293. 1 Portr.
- Ikeno, J.**, 1915. A propos d'un type nouveau des plantes variées non-mendéliennes. Bot. Mag. Tokyo. **29**. S. 216—221.
- Isserlis, L.**, 1915. On the partial Correlation-ratio. Biometrika. **11**. S. 50—60.
- Isserlis, L.**, 1916. On certain probable errors and correlation coefficients of multiple frequency distributions with skew regression. Biometrika. **11**. S. 185—190.
- Jeffrey, E. C.**, 1916. Hybridism and the rate of evolution in Angiosperms. Am. Naturalist. **50**. S. 129—143. 8 Textf.
- Jennings, H. S.**, 1916. The numerical results of diverse systems of breeding. Genetics. **1**. S. 53—89.
- Johannsen, W.**, 1915. Experimentelle Grundlagen der Descendenzlehre. Variabilität, Vererbung, Kreuzung, Mutation. In: Kultur der Gegenwart Teil 3, Abt. IV, 1. Allgemeine Biologie. S. 597—660.
- Jost, L.**, 1916. Der Kampf ums Dasein im Pflanzenreich. Straßburg. 8°.
- Kammerer, P.**, 1916. Allgemeine Biologie. Stuttgart. XII und 351 S. 8°. 4 farb. Taf. 86 Textf.
- Kapteyn, J. C.**, 1916. Skew frequency curves in Biology and Statistics. Recueil d. Trav. bot. Néerl. **13**. S. 105. 8 Taf.
- Kapteyn, J. C. and Uven, M. J. van**, 1916. Skew frequency curves in biologie and statistics. Hoitsema broth. Groningen. 69 S.
- Kerner v. Marilaun, A.**, 1916. Pflanzenleben, 3. Band: Die Pflanzenarten als Floren und Genossenschaften (Abstammungslehre und Pflanzengeographie). 3. Aufl. neubearb. von Prof. Dr. A. Hansen. Leipzig, Bibliogr. Institut. XII und 555 S. 9 farbige und 29 schwarze Taf. 63 Textf.
- Klebs, G.**, 1916. Veränderlichkeit und Erbllichkeit. Neujahrsgabe der Univ. Heidelberg für ihre im Felde stehenden Studenten. S. 57—80.
- Koernicke, M.**, 1914. Die geschlechtliche Fortpflanzung bei den Gewächsen und ihre Bedeutung für die Nachkommenschaft. Beitr. Pflanzenzucht. **4**. S. 58—70. 7 Textf.

- Kraus, E. J.**, 1915. The self sterility problem. *Journ. Heredity*. **6**. S. 549 bis 557. 3 Textf.
- Kraus, E. J.**, 1916. Somatic segregation. *Journ. Heredity*. **7**. S. 3—8. 2 Textf.
- Kroeber, A. L.**, 1916. The cause of the belief in use inheritance. *Am. Naturalist*. **50**. S. 367—370.
- Kronacher, C.**, 1916. Allgemeine Tierzucht. Ein Lehr- und Handbuch für Studierende und Züchter. Berlin, Parey. 2 Bände. 1. Abt. Abstammung und Entwicklung der Haustiere. 195 S. 97 Abb. 2. Abt. Fortpflanzung, Variation und Selektion, Vererbung. 153 S. 41 Abb.
- Lang, W. H.**, 1916. Phyletic and causal morphology. Rep. 85. Meet. brit. Ass. adv. Sc. Manchester 1915 London. S. 701—718.
- Larsson, R.**, 1916. Ärfthighet. Stockholm, Albert Bonnier. 140 S. 8^o.
- Larsson, R.**, 1916. Nyare mendelistiska_rön. Stockholm, Albert Bonnier. 76 S. 8^o.
- Lehmann, E.**, 1915. Art, reine Linie, isogene Einheit. II. *Biol. Centralbl.* **35**. S. 555—560.
- Lehmann, E.**, 1916. Aus der Frühzeit der pflanzlichen Bastardierungskunde. *Arch. Gesch. Natw. u. Techn.* **7**. S. 78—81.
- Lehmann, E.**, 1916. Bakterienmutationen, Allogonie, Klonumbildungen. *Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde* 1. Abt. **77**. S. 289—300.
- Lehmann, E.**, 1916. Über die sogenannten Bakterienmutationen. *Die Naturwissenschaften*. **4**. S. 547—551.
- Lenz, F.**, 1916. Eine Erklärung des Schwankens der Knabenziffer. *Arch. Rassen- u. Ges.biologie*. **11**. S. 629—632.
- Lesage, P.**, 1916. Caractères des plantes salées et faits d'hérédité. *Rev. gén. Botanique*. **28**. S. 33—34.
- Lotsy, J. P.**, 1916. Die endemischen Pflanzen von Ceylon und die Mutationshypothese. *Biol. Centralbl.* **36**. S. 207—209.
- Lotsy, J. P.**, 1916. Evolution by means of hybridization. The Hague, Martinus Nijhoff. 166 S. gr. 8^o.
- Lotsy, J. P.**, 1916. Qu'est-ce qu'une espèce? *Arch. néerl. Sc. exactes et nat.* **3**. S. 57.
- Lotsy, J. P.**, 1916. Sur les rapports entre des problèmes sociaux et quelques résultats de la théorie moderne de l'hérédité. *Arch. néerl. Sc. exactes et nat. ser. IIIB*. **3**. S. 151.
- Lutz, F. E.**, 1916. Faunal dispersal. *Am. Naturalist*. **50**. S. 374—384.
- MacDowell, E. C.**, 1916. Piebald rats and multiple factors. *Am. Naturalist*. **50**. S. 719—742.
- Martin, R.**, 1914. Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung. Mit bes. Berücksichtigung der anthropologischen Methoden. Jena, Fischer. XVI und 1181 S. 3 Taf. 460 Textf. 2 Beobachtungsblätter.
- Matthew, W. D.**, 1915. Climate and evolution. *Annals N. Y. Acad. Sc.* **24**. S. 171—318.
- Micoletzky, H.**, 1916. Die Bedeutung der freilebenden Nematoden für die Experimentalzoologie. *Verh. K. u. K. zool.-bot. Ges. Wien*. **66**. S. (52) bis (71).

- Milewski, A., 1916. Einflüsse, die den Formcharakter der Tiere abändern. Wie entstehen „rassige“ Schleierschwanzfische? Naturw. Wochenschrift N. F. **15**. S. 721—730.
- Morgan, T. H., 1916. The Eugster gynandromorph bees. Am. Naturalist. **50**. S. 39—45.
- Morgan, T. H. A., Sturtevant, A. H., Muller, A. J. and Bridges, C. B., 1915. The mechanism of Mendelian heredity. London, Constable & Co. 7 Taf.
- Muller, H. J., 1916. The mechanism of crossing-over. Am. Naturalist. **50**. S. 193—221, 284—305, 350—366, 421—434. 13 Textf.
- Ochoterena, J., 1916. Comentarios a la „Teoría de la mutación“. Boll. Direcc. Est. biol. **1**. S. 296—301.
- Pearl, R., 1916. Fecundity in the domestic fowl and the selection problem. Am. Naturalist. **50**. S. 89—105.
- Pearson, K., 1915. On certain types of compound frequency distributions in which the components can be individually described by binomial series. Biometrika. **11**. S. 139—144.
- Pearson, K., 1916. On the general theory of multiple contingency with special reference to partial contingency. Biometrika. **11**. S. 145—158.
- Pearson, K. und Tocher, J., 1916. On criteria for the existence of differential death-rates. Biometrika. **11**. S. 159—184.
- Pearson, K., 1916. On some novel properties of partial and multiple correlation coefficients in a universe of manifold characteristics. Biometrika. **11**. S. 231—238.
- Pearson, K., 1916. On the application of a „Goodness of Fit“ tables, the test regressive curves, and theoretical curves used to describe observational or experimental dates. Biometrika. **11**. S. 239—261.
- Perriraz, J., 1916. A propos de l'évolution et de l'adaptation. Bull. Soc. vaudoise Sc. nat. **51**. S. 111—123.
- Punnett, R. C., 1915. Mimicry in butterflies. Cambridge Univ. Press. 159 S. 8°. 16 Taf.
- Reichert, E. T., 1916. The specificity of proteins and carbohydrates in relation to genera, species and varieties. Am. Journ. Bot. **3**. S. 91—98.
- Reinke, J., 1916. Bemerkungen zur Vererbungs- und Abstammungslehre. Ber. dtsh. bot. Ges. **34**. S. 37—66.
- Riddle, O., 1916. Sex control and known correlation in pigeons. Am. Naturalist. **50**. S. 385—410.
- Riddle, O., 1914. The determination of sex and its experimental control. Bull. Am. Acad. Med. **15**. 20 S.
- Riddle, O., 1915. A note on social aspects of new data on the biology of sex. Journ. National Institute Social Sciences New York. 4 S.
- Riebesell, P. Die mathematischen Grundlagen der Variations- und Vererbungslehre. Teubner, Leipzig, Mathem. Bibliothek. **24**. 45 S. kl. 8°.
- Ritchie-Scott, A., 1915. Note on the probable error of the coefficient of correlation in the variate difference correlation method. Biometrika. **11**. S. 136—138.
- Rosén, D., 1916. Zur Theorie des Mendelismus. 1. Über scheinbare Kopplungs- und Abstoßungsphänomene bei gewissen polymeren Spaltungen. Botaniska Notiser. S. 289—294.

- Rosén, D.**, 1916. Zur Theorie des Mendelismus. 2. Über den analytischen Wert von Rückkreuzungen. *Botaniska Notiser*. S. 294—298.
- Schaxel, J.**, 1916. Über den Mechanismus der Vererbung. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft*. **45**. S. 1—3 und Jena, Fischer 1916. 31 S.
- Schiemann, E.**, 1916. Entstehung der Arten, Variation und Hybridisation 1910—1911. *Justs bot. Jahresbericht*. **39**, II. S. 969—1040.
- Schmitz, K. E. F.**, 1916. Die Verwandlungsfähigkeit der Bakterien. Experimentelles und Kritisches mit besonderer Berücksichtigung der Diphtheriebacillengruppe. *Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde 1. Abt. Orig.* **77**. S. 369—417. 3 Taf.
- Schneider, W.**, 1916. Über die Frage der geschlechtsbestimmenden Ursachen. *Naturw. Wochenschrift N. F.* **15**. S. 49—53, 65—71.
- Schönland, S.**, 1916. A criticism of Lotsy's theory of evolution. *S. Afr. Journ. Sc.* **12**. S. 257—265.
- Sinnott, E. W.**, 1916. Comparative rapidity of evolution in various plant types. *Am. Naturalist*. **50**, S. 466—478.
- Sirks, M. J.**, 1916. Waren die *Salix*-Hybriden *Wichuras* wirklich konstant? *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **15**. S. 164—166.
- Sirks, M. J.**, 1915. Geeft de kruisingstheorie van Lotsy een voldoende verklaring van het ontstaan van nieuwe vormen in cultuur en natuur (met debat). *Versl. 67. landhuishoudk. Congr. Amersfoort*. S. 105—122.
- Sirks, M. J.**, 1916. Die Bedeutung des Jahres 1865 für die Descendenzlehre. *Naturw. Wochenschr. N. F.* **15**. S. 681—692.
- Slye, M.**, 1916. Cancer and heredity (a reply). *Science N. S.* **43**. S. 135—136.
- Sommer, G.**, 1916. Geistige Veranlagung und Vererbung. *Aus Natur u. Geisteswelt*. 512. Teubner, Leipzig u. Berlin. 118 S. kl. 8^o.
- Surface, F. M. and Pearl, R.**, 1916. A method of correcting for soil heterogeneity in variety tests. *Journ. agr. research. Washington*. **5**. S. 1039—1050.
- Toldt, K.**, 1914. Über den Wert der äußerlichen Untersuchung vorgeschrittener Entwicklungsstadien von Säugetieren. *Verh. K. u. K. zool.-bot. Ges. Wien*. **64**. 4 Taf.
- Verloop, J. H.**, 1916. De descendentieleer. Een fata morgana op evolutiegebied. Bijdrage tot de leer der onstoffelijke oorsprongen en der natuurlijke ontwaarding. *Kampen, J. H. Kok*. 51 S. 8^o.
- Vries, H. de**, 1916. Die Grundlagen der Mutationstheorie. *Die Naturwissenschaften*. **4**. S. 593—598.
- Walton, L. B.**, 1916. Gametogenesis in plants. *Am. Naturalist*. **50**. S. 498 bis 501.
- Wager, H. A.**, 1916. A factor in the evolution of plants. *S. Afric. Journ. Sc.* **12**. S. 517—518.
- Wangerin, W.**, 1914 u. 1915. Abstammungs- und Vererbungslehre im Lichte der neueren Forschung. *Mediz. Klinik*. **10**. S. 1064—1066, 1104—1106 und **11**. S. 780—783.
- Weinberg, W.**, 1916. Auslesewirkungen der Sterblichkeit. *Arch. Rass. u. Ges.biologie*. **11**. S. 425—434.

- Weinberg, W.**, 1916. Zur Korrektur des Einflusses der Lebensdauer und Todesauslese auf die Ergebnisse bestimmter Kreuzungen. Arch. Rass. Ges.biologie. **11**. S. 434—445.
- Weinberg, W.**, 1916. Nachträge zu meiner Arbeit: Auslesewirkungen bei biologisch statischen Problemen. Arch. Rass. u. Ges.biologie. **11**. S. 569 bis 573.
- Wentworth, E. N.**, 1916. Sex in livestock breeding. Journ. Heredity. **7**. S. 31—32.
- Wiesner, J. v.**, 1914—15. Bemerkungen zu Herbert Spencers Evolutionsphilosophie. Jahrb. philos. Ges. Univ. Wien. S. 135—165.
- Willis, J. C.**, 1916. Further deductions from the figures of rarity of the Ceylon flora. Rep. 85. Meet. brit. Ass. adv. Sc. Manchester 1915, London. S. 726.
- Willmott, A. J.**, 1916. The terms homozygous and heterozygous. Journ. Bot. **54**. S. 107—108.
- Wilson, J.**, 1916. A Manual of Mendelism. London, A. a. C. Black Ltd. 152 S.
- Young, A. und Pearson, K.**, 1916. On the probable error of a coefficient of contingency without approximation. Biometrika. **11**. S. 215—230.
- Young, A.**, 1916. Note on the standard deviations of samples of two or three. Biometrika. **11**. S. 277—280.

II. Experimentelle Arbeiten und Beobachtungen über Vererbung, Variabilität, Bastardierung und Artbildung.

a) Pflanzen.

- d'Angremond, A.**, 1916. Wat mogen we van F_1 -generaties bij de tabak verwachten? Med. Proefstat. vorstenl. Tabak. **23**. S. 45—65.
- Anonym**, 1915. Studies of Citrous fruits. Journ. Heredity. **6**. S. 537.
- Atkinson, G. F.**, 1916. Sorting and blending of „unit characters“ in the zygote of *Oenothera* with twin and tripled hybrids in the first generation. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgslehre. **16**. S. 193—238. 6 Textf.
- Baart de la Faille, C. J.**, 1915. On the logarithmic frequency curve and its biological importance. Rec. d. Trav. bot. Néerl. **12**. S. 349. 4 Textf.
- Babcock, E. B.**, 1916. Studies in Juglans III. Univ. California Publ. Agric. Sc. **2**. S. 71—80.
- Bail, O.**, 1916. Untersuchungen über die Veränderlichkeit von Cholera-vibrionen. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde 1. Abt. Orig. **77**. S. 234—248.
- Balls, W. L.**, 1915. Studies of the Cotton Plant. Nature. **46**. S. 144—145.
- Bartlett, H. H.**, 1915. Mass mutation in *Oenothera pratincola*. Bot. Gaz. **60**. S. 425—456. 15 Textf.
- Bateson, W. und Pellew, C.**, 1916. Note on an orderly dissimilarity in inheritance from different parts of a plant. Proc. Roy. Soc. London B. **89**. S. 174—175.
- Becker, W.**, 1916. *Viola canina* \times *elatior* Vollmann hybr. nov. Mitt. bayr. bot. Ges. **3**. S. 316—317.

- Belling, J.**, 1915. Inheritance of length of pod in certain crosses. Journ. Agric. Research. **5**. S. 405—420. 1 Taf.
- Benedict, R. C.**, 1916. The origin of new varieties of *Nephrolepis* by orthogenetic saltation. I. Progressive variations. Bull. Torrey bot. Club. **43**. S. 207—234. 6 Taf.
- Benincasa, M.**, 1916. Le nuove varietà di tabacco italiano. Boll. tecnico Colt. Tabacchi Scafati. **15**. S. 29—33.
- Bertsch, K.**, 1915. *Primula acaulis* \times *elatio* Muret in Württemberg. Allg. bot. Zeitschr. **21**. S. 129.
- Boshnakian, S.**, 1916. Breeding *Nephrolepis* ferns. Journ. Heredity. **7**. S. 225—236.
- Bowman, H. H. M.**, 1916. Adaptability of a sea grass. Science N. S. **43**. S. 244—247.
- Brandeggee, K. L.**, 1914. Variation in *Oenothera ovata*. Abh. Berkeley. 6 S.
- Burger, H.**, 1916. Spielarten der Tanne in den Gemeindewaldungen von Schöffland (Kt. Aargau). Schweiz. Zeitschr. Forstw. **67**. S. 13—19. 1 Taf.
- Caron-Eldingen, v.**, 1916. Die Vererbung innerer und äußerer Eigenschaften. Beitr. Pflanzenzucht. **5**. S. 1—16 und Berlin, Parey. 16 S. kl. 4^o.
- Chifflet, J.**, 1916. Sur les variations sexuelles des inflorescences et des fleurs chez les *Codiaeum* cultivées. C. R. Ac. Sc. Paris. **152**. S. 508—511.
- Cockayne, E. A.**, 1915. Gynandromorphism and kindred problems. With descriptions and figures of some hitherto undescribed examples. Journ. of Genetics. **5**. S. 75—132. 4 Taf. 10 Textf.
- Cockerell, T. D. A.**, 1916. Collarette flowers. Journ. Heredity. **7**. S. 428 bis 431. 3 Textf.
- Cockerell, T. D. A.**, 1915. The marking factor in sunflowers. Journ. Heredity. **6**. S. 542—545. 2 Textf.
- Cockerell, T. D. A.**, 1915. Variation in *Oenothera Lewetti*. Science N. S. **42**. S. 908—909.
- Collins, G. N.**, 1916. Correlated characters in maize-breeding. Journ. agr. Research Washington. **6**. S. 435—453. 9 Taf.
- Collins, G. und Kempton, J.**, 1916. Parthenogenesis. Journ. Heredity. **7**. S. 106—118. 8 Textf.
- Cool, C. and Koopmans, A. N.**, 1915. Variation and Correlation of the number of Umbel Rays of some Umbelliferae. Biometrika. **11**. S. 38. 1 Taf. 3 Textf.
- Correns, C.**, 1916. Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. Sitzungsber. Kgl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin S. 448—477.
- Dahlgren, K. V. O.**, 1914. Einige morphologische und biologische Studien über *Primula officinalis* Jacq. Bot. Notiser f. 1914. S. 161—176.
- Dahlgren, K. V. O.**, 1915. Ein Kreuzungsversuch mit *Capsella Heegeri* Solms. Svensk bot. Tidskr. **9**. S. 397—400.
- Dahlgren, K. V. O.**, 1916. Eine *acaulis*-Varietät von *Primula officinalis* und ihre Erbliehkeitsverhältnisse. Svensk bot. Tidskrift. **10**. S. 536—541.
- Daniel, L.**, 1916. Sur un fruit de noyer contenant une amende de coudrier. Rev. gén. Bot. **28**. S. 11—14. 3 Textf.

- Daniel, L.**, 1916. Sur les variations spécifiques du chimisme et de la structure provoquées par le greffage de la tomate et du chou cabus. *C. R. Ac. Sc. Paris.* **162.** S. 397—399.
- Davis, B. M.**, 1916. Hybrids of *Oenothera biennis* and *Oe. franciscana* in the first and second generations. *Genetics.* **1.** S. 197—251. 26 Textf.
- Davis, B. M.**, 1916. *Oenothera Neo-Lamarckiana*, hybrid of *O. Franciscana* Bartlett and *O. biennis* Linnaeus. *Am. Naturalist.* **59.** S. 688—696.
- East, E. M.**, 1915. An interpretation of sterility in certain plants. *Proc. Am. Phil. Soc.* **53.** S. 70—72.
- Emerson, R. A.**, 1916. A genetic study of plant height in *Phaseolus vulgaris*. *Bull. Agr. Exp. Station of Nebraska. Research Bull. No. 7.* 73 S. 16 Textf.
- Ernst, A.**, 1917. Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. *Vorl. Mitt. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. l.* **17.** S. 203—250.
- Ewart, A. J.**, 1916. Variations in the plants from the same head of wheat. *Journ. Dep. Agr. Victoria.* **14.** S. 168—169.
- Ewing, H. E.**, 1916. *Trifolium pratense quinquefolium*. *Am. Naturalist.* **50.** S. 370—373.
- Eyre, J. V. and Smith, G.**, 1916. Some notes on the Linaceae. The cross-pollination of Flax. *Journ. of Genetics.* **5.** S. 189.
- Flaksberger, C.**, 1916. Materials for study of wheats. III. Russ. und engl. *Bull. appl. Bot.* **9.** S. 67—70.
- Fruwirth, C.**, 1916. Versuche zur Wirkung der Auslese. Versuche mit Senf (*Sinapis alba*). *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung.* **3.** S. 395—412.
- Fruwirth, C.**, 1916. Versuche zur Wirkung der Auslese. Versuche mit Hafer. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung.* **3.** S. 413—451. 6 Textf.
- Gates, R. R.**, 1916. On pairs of species. *Bot. Gaz.* **61.** S. 177—212. 12 Textf.
- Gates, R. R.**, 1915. Heredity and mutation as cell-phenomena. *Am. Journ. Botany.* **2.** S. 519—528.
- Gildemeister, E.**, 1916. Über Variabilitäterscheinungen des Typhusbacillus, die bereits bei seiner Isolierung aus dem infizierten Organismus auftreten. *Centralbl. Bakt. und Paras.kunde. 1. Abt.* **78.** S. 209—225. 10 Fig.
- Grantham, A. E. and Groff, F.**, 1916. Occurrence of sterile spikelets in wheat. *Journ. agr. Research Washington.* **6.** S. 235—250. 1 Taf.
- Groth, B. H. A.**, 1915. Some results in size inheritance. *Bull. New Jersey agr. Exp. Stat.* **278.** 92 S. 34 Taf.
- Groth, G. H. A.**, 1915. Heredity and correlation of structures in tomatoes. *Ann. Rep. New Jersey agr. Exp. St.* **35.** S. 330—338.
- Güssow, H. T.**, 1916. Degeneration of potatoes. *Journ. r. hort. Soc.* **41.** S. 465—468.
- Haase-Bessell, G.**, 1916. Digitalisstudien I. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. l.* **16.** S. 293—314. 4 Taf. 6 Textf.
- Haenicke, A.**, 1916. Vererbungsphysiologische Untersuchungen an Arten von *Penicillium* und *Aspergillus*. *Zeitschr. f. Botanik.* **8.** S. 225—343.
- Hallqvist, C.**, 1916. Ein neuer Fall von Dimerie bei *Brassica Napus*. *Bot. Notiser.* 39—42.

- Harris, J. A.**, 1914. On the relationship between the number of ovules formed and the number of seeds developing in *Cercis*. Bull. Torrey Bot. Club. **41**. S. 243—256, 533—549.
- Harris, J. A. and Gortner, R. A.**, 1914. On the influence of the order of development of the fruits of *Passiflora gracilis* upon the frequency of teratological variations. Plant world. **17**. S. 199—203.
- Harris, J. A.**, 1914. The relationship between the weight of the seed planted and the characters of the plant produced II. Biometrika. **10**. S. 72—84.
- Harris, J. A.**, 1915. The influence of position in the pod upon the weight of the bean seed. Am. Naturalist. **49**. S. 44—47.
- Harris, J. A.**, 1916. A contribution to the problem of homotyposis. Biometrika. **11**. S. 201. 4 Textf.
- Harris, J. A.**, 1916. On the distribution and correlation of the sexes (staminate and pistillate flowers) in the inflorescence of the aroids *Arisarum vulgare* and *Arisarum proboscideum*. Bull. Torrey Bot. Club. **42**. S. 663—673.
- Harris, J. A.**, 1916. De Vriesian Mutation in the garden bean *Phaseolus vulgaris*. Proc. National Acad. Sciences U. S. A. **2**. S. 317—319.
- Harris, J. A.**, 1916. A tetracotyledonous race of *Phaseolus vulgaris*. Mem. New York Bot. Garden. **6**. S. 229—244.
- Heckel, Ed.**, 1915. Sur la transmission par graines des effets de la castration dans les tiges de Mais. C. R. Acad. Sc. Paris. **161**. S. 338.
- Heinricher, L.**, 1916. Rückgang der Panaschierung und ihr völliges Erlöschen als Folge verminderten Lichtgenusses; nach Beobachtungen und Versuchen mit *Tradescantia Fluminensis* Vell. var. *albostrciata*. Flora N. F. **9**. S. 40—54. 3 Taf. 2 Textf.
- Henkemeyer, A.**, 1916. Untersuchungen über die Spaltungen von Weizenbastarden in der F_2 - und F_3 -Generation. Fühlings landw. Zeitung. S. 240.
- Heribert-Nilsson, N.**, 1916. Populationsanalysen und Erbliehkeitsversuche über die Selbststerilität, Selbstfertilität und Sterilität bei dem Roggen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **4**. S. 1—44. 5 Taf. 3 Textf.
- Higgins, D. F.**, 1916. The white-barked pine. Journ. Heredity. **7**. S. 399 bis 401. 2 Textf.
- Holden, R.**, 1916. Hybrids of the genus *Epilobium*. Am. Naturalist. **50**. S. 243—247. 4 Textf.
- Hoshino, Y.**, 1915. On the inheritance of the flowering time in peas and rice. Journ. coll. agric. Tohoku J. Un. Sapporo. **6**. S. 229—288. 5 Taf.
- Howard, A. and G. L. C.**, 1915. On the inheritance of some characters in wheat II. Mem. Dep. Agr. India Bot. Ser. **7**. S. 273—285. 8 Taf.
- Ikeno, I.**, 1915. A propos d'un type nouveau des plantes variées non-mendéliennes. Bot. Mag. Tokyo. **29**. S. 216—221.
- Jensen, Hj.**, 1916. Over nakomelingen van plus- en min-varianten van zuivere lijnen bij tabak. Med. Proefstat. vorstenl. Tabak. **24**. S. 43 bis 56. 2 Taf.
- Jones, D. T.**, 1916. Natural cross pollination in the tomato. Science N. S. **43**. S. 509—510.

- Jones, W. N. and Rayner, M. C.**, 1916. Mendelian inheritance in varietal crosses of *Bryonia dioica*. *Journ. of Genetics*. **5**. S. 203. 3 Taf. 5 Textf.
- Jungelsohn, A.**, 1915. Intoxication chimique et mutation du Maïs. *C. R. Acad. Paris*. **160**. S. 481—483.
- Kalt, B.**, 1916. Ein Beitrag zur Kenntnis chlorophyllloser Getreidepflanzen. *Zeitschr. für Pflanzenzüchtung*. **4**. S. 143—150.
- Kießling, L.**, 1916. Über die Streifenkrankheit der Gerste als Sorten- und Linienkrankheit und einiges über ihre Bekämpfung. *Fühlings landw. Zeitung*. 65. Jahrg. S. 537.
- Klebs, G.**, 1916. Über erbliche Blütenanomalien beim Tabak. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **17**. S. 53—119. 1 Taf. 16 Textf.
- Klinger, R. und Schöck, E.**, 1916. Zur Frage der Umwandlungsfähigkeit der Diphtheriebazillen. *Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde. Abt. 1. Orig.* **78**. S. 292—302. 1 Taf.
- Kraus, E. J.**, 1915. The self sterility problem. *Journ. Heredity*. **6**. S. 549 bis 557. 3 Textf.
- Kraus, E. J.**, 1916. Somatic segregation. *Journ. Heredity*. **7**. S. 3—8. 2 Textf.
- Kristofferson, K. B.**, 1916. Om nedärvning av herkogami och autogami hos *Viola*. *Bot. Notiser*. S. 113—120.
- Küster, E.**, 1916. Über Anthocyan-Zeichnung und Zellen-Mutation. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **33**. S. 536—537.
- McClintock, J. A.**, 1916. Is cucumber mosaic carried by seed? *Science N. S.* **44**. S. 786—787.
- Lagerheim, G.**, 1916. Färg variationen af *Anemone nemorosa* L. *Svensk. bot. Tidskr.* **10**. S. 67—72. 1 Taf.
- Lamb, W. H.**, 1916. Hybrid trees. *Journ. Heredity*. **7**. S. 311—319. 4 Textf.
- Leighty**, 1915. Natural wheat rye hybrids. *Journ. Am. Soc. Agronomy*. S. 209—216. 2 Taf.
- Leighty, C. E.**, 1916. Carman's wheat-rye hybrids. *Journ. Heredity*. **7**. S. 420—427. 4 Textf.
- Longo, B.**, 1915. Variazione nel *Cosmos bipinnatus* Cav. *Atti r. Acc. Lincei 5a*. **24**. S. 408—410.
- Losch, H.**, 1916. Über die Variation der Anzahl der Sepalen und der Hüllblätter bei *Anemone nemorosa* L. und über den Verlauf der Variation während einer Blütenperiode nebst einigen teratologischen Beobachtungen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **34**. S. 396—411. 1 Taf.
- Lotsy, J. P.**, 1916. *Antirrhinum rhinanthoides* mihi, une nouvelle espèce linnéenne, obtenue expérimentalement. *Arch. Néerl. d. sc. exact. et nat.* **3**. S. 195. 1 Taf.
- Luijks, A. van.**, 1916. Een knopvariatie bij aardappels. *Cultura*. **28**. S. 124—127.
- Manaresi, A.**, 1915. Pfropfbastard, erhalten durch Pfropfen von Mispelbaum auf Weißdorn. *Int. agr. techn. Rundschau*. **6**. S. 1292—1293.
- Marshall, E. S.**, 1916. A new hybrid willow-herb. *Journ. Botany*. **54**. S. 75—76.

- Marshall, E. S.**, 1915. A new *Salicornia* variety and hybrid. *Journ. Botany.* **53.** S. 362—363.
- Mayer Gmelin, H.**, 1916. Croisements spontanés chez le haricot commun (*Phaseolus vulgaris*). *Arch. Néerl. d. Sc. exact. et nat.* **3.** S. 43. 1 Textf.
- Miyoshi, M.**, 1916. Japanische Bergkirschen, ihre Wildformen und Kultur-rassen. *Journ. Coll. Sc. imp. Univ. Tokyo.* **34.** S. 1—175. 21 Taf.
- Morgenthaler, H.**, 1915. Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises der Sammelart *Betula alba* L. mit variationsstatistischer Analyse der Phaenotypen. *Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich.* **60.** S. 433—567 ill.
- Murbeck, Sv.**, 1916. En hos oss ånyo misstolkad ormbunks hybrid, *Asplenium Ruta muraria* L. \times *septentrionale* (L.) Hoffm. *Bot. Notiser.* S. 257 bis 262.
- Nohara, S.**, 1915. Genetical studies on *Oxalis*. *Journ. Coll. Agr. Tokyo.* **6.** S. 165—182. 1 Taf.
- Orton, W. A. and Rand, F. V.**, 1916. Pekan rosette (Obstkrankh.). *Journ. Agr. Research. Dep. Agr. Washington.* **3.** S. 149—174.
- Pascher, A.**, 1916. Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen: *Chlamydomonas*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **34.** S. 228—242. 5 Textf.
- Pellaw, C. and Durham, F. M.**, 1916. The genetic behaviour of the hybrid *Primula Kewensis*, and its allies. *Journ. of Genetics.* **5.** S. 159. 5 Taf.
- Plahn-Appiani**, 1916. Die Schartigkeit des Roggens. *Dtsch. landw. Presse.* Nr. 66.
- Pritchard, F. J.**, 1916. Change of sex in hemp. *Journ. Heredity.* **7.** S. 325 bis 329. 1 Textf.
- Prodan, G.**, 1916. *Achillea* hibridek a *Drobogeaból* (*Achillea*-Bastarde aus der Dobrogea. *Mag. bot. Lap.* **15.** S. 62—65.
- Ranninger, R.**, 1916. Anfänge in der Mohnzüchtung. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung.* **4.** S. 45—64. 8 Taf.
- Rasmuson, H.**, 1916. Zur Vererbung der Blütenfarben bei *Malope trifida*. *Bot. Notiser.* S. 237—240.
- Rasmuson, H.**, 1916. Kreuzungsuntersuchungen bei Reben. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsf.* **17.** S. 1—52. 29 Textf.
- Renner, O.**, 1917. Die tauben Samen der *Oenotheren*. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **34.** S. 858—869.
- Rosén, D.**, 1916. Kreuzungsversuche. *Geum urbanum* L. ♀ \times *rivale* L. ♂. *Bot. Notiser.* S. 163—172.
- Rodway, L.**, 1916. Notes on a graft hybrid. *Pap. a. Proc. r. Soc. Tasmania* 1915. S. 108—109. 1 Textf.
- Rocmer, Th.**, 1916. Über die Befruchtungsverhältnisse verschiedener Formen des Gartenkohles (*Brassica oleracea* L.). *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung.* **4.** S. 125—141.
- Rosendahl, H. V.**, 1915. On *Woodsia alpina* och en sydlig Inlandsform af denna samt *Woodsia alpina* \times *ilvensis* var. hybr. *Svensk bot. Tidskr.* **9.** S. 414—420.
- Sahli, G.**, 1916. Die Empfänglichkeit von Pomaceenbastarden, -Chimären und intermediären Formen für *Gymnosporangium*. *Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde.* 2. Abt. **45.** S. 264—301.

- Saito, K. und Naganishi, H.**, 1915. Bemerkungen zur Kreuzung zwischen verschiedenen *Mucor*-Arten. *Bot. Mag. Tokyo*. **29**. S. 149—154. 1 Taf.
- Saunders, E. R.**, 1916. On selective partial sterility as an explanation of the double-throwing stock and the petunia. *Am. Naturalist*. **50**. S. 486 bis 498.
- Saunders, E. R.**, 1916. The results of further breeding experiments with *Petunia*. *Am. Naturalist*. **50**. S. 548—553.
- Saunders, E. R.**, 1915. A suggested explanation of the abnormally high records of doubles quoted by growers of Stocks (*Matthiola*). *Journ. of Genetics*. **5**. S. 137.
- Saunders, E. R.**, 1916. On the relation of half-hoariness in *Matthiola* to glabrousness and full hoariness. *Journ. of Genetics*. **5**. S. 145.
- Sazyperow, T.**, 1916. *Helianthus annuus* L. \times *Helianthus argophyllus* A. Gray (russ. u. engl.). *Bull. appl. Bot. Petrograd*. **9**. S. 207—244. 4 Taf.
- Schmidt, J.**, 1915. On the flowering time of plants raised by crossing. *C. R. Trav. Labor. Carlsberg*. **11**. S. 188.
- Schmitz, K. E. F.**, 1916. Die Verwandlungsfähigkeit der Bakterien. Experimentelles und Kritisches mit besonderer Berücksichtigung der Diphtheriebacillengruppe. *Centralbl. Bakt. u. Paraskunde* 1. Abt. Orig. **77**. S. 369—417. 3 Taf.
- Shamel, A. D.**, 1916. Bud variation. *Journ. Heredity*. **7**. S. 82—87. 1 Textf.
- Shepherd, F.**, 1916. Double seeding *Petunias*. *Journ. Heredity*. **7**. S. 456 bis 461. 3 Textf.
- Sirks, M. J.**, 1916. Sur quelques hybrides artificiels dans le genre *Verbascum* L. *Arch. néerl. Sc. exactes et nat.* **3**. S. 32. 2 Taf.
- Standish, L. M.**, 1916. What is happening to the hawthorns? *Journ. Heredity*. **7**. S. 266—279. 11 Textf.
- Stout, A. B.**, 1915. The establishment of varieties in *Coleus* by the selection of somatic variations. *Publ. Carnegie Inst. Washington*. S. 1—80. 4 Taf.
- Stuckey, H. P.**, 1915. Pecans, varieties, influences of climate, soil, and stock on cion. *Bull. Georgia agr. Exp. Stat.* **116**. S. 299—328. 11 Textf.
- Sündermann, E.**, 1915. Neue *Saxifraga*-Bastarde aus meinem Alpengarten (Forts.). *Allg. bot. Zeitschr.* **21**. S. 113—116.
- Surface, F. M.**, 1916. On the inheritance of certain glume characters in the cross *Avena fatua* \times *A. sativa* var. *Kherson*. *Proc. Nat. Acad. Sciences U. S. A.* **2**. S. 478—484.
- Surface, F. M.**, 1916. The inheritance of eye pattern in beans and its relation to the type of vine. *Am. Naturalist*. **50**. S. 577—586.
- Tammes, T.**, 1916. Die gegenseitige Wirkung genotypischer Faktoren. *Rec. d. Trav. bot. Néerl.* **13**. S. 44—62.
- Trabut, L.**, 1916. *Pyronia* (hybrid between *Pyrus* and *Cydonia*). *Journ. Heredity*. **7**. S. 416—419. 2 Textf.
- Trotter, A.**, 1915. *Galanthus nivalis*, L. e G. major Red. Contributo allo studio della variabilità. *Ann. d. Bot.* **13**. S. 185—236. 4 Taf.

- Trouart-Riolle**, 1916. Hybridation entre une crucifère sauvage et une crucifère cultivée à racine tubérisée. C. R. Ac. Sc. Paris. **162**. S. 511 bis 513.
- Ubisch, G. v.**, 1916. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **17**. S. 120—152. 14 Textf.
- Valleau, W. D.**, 1916. Inheritance of sex in the grape. Am. Naturalist. **50**. S. 554—564.
- Victorin, M.**, 1916. Prenanthes mainensis, notes on the morphology, taxonomy and distribution of this hybrid form. Ottawa Nat. **29**. S. 140—145.
- Vries, H. de**, 1916. Gute, harte und leere Samen von Oenothera. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **16**. S. 239—292.
- Vries, H. de**, 1916. Über die Abhängigkeit der Mutationskoeffizienten von äußeren Einflüssen. Ber. dtsh. botan. Ges. **34**. S. 2—7.
- Vries, H. de**, 1916. New dimorphic mutants of the Oenotheras. Bot. Gaz. **62**. S. 249—280. 5 Textf.
- Wagner, J.**, 1915. Cytisus Vadasii (C. austriacus L. var. Noëanus Rb. \times C. ratisbonensis Schaff. f. virgatus Heuff.) J. Wagn. Mag. Bot. Lap. **14**. S. 78—80.
- Waterfall, C.**, 1916. A new Epilobium hybrid. Lancashire a. Cheshire Naturalist. **8**. S. 379—380.
- Waterman, H. J.**, 1916. The metabolism of Aspergillus niger. Proc. Koninkl. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. **29**. S. 215—218.
- Wester, P. J.**, 1915. Hybridization of Anonas. Philippine agr. Rev. **8**. S. 176—181. 6 Taf.
- White, O. E.**, 1916. Inheritance studies in Pisum. Am. Naturalist. **50**. S. 530—547.
- White, O. E.**, 1916. Studies of teratological phenomena in their relation to evolution and the problems of heredity. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **16**. S. 49—185. 25 Tab. 29 Textf.
- Winkler, H.**, 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Botanik. **8**. S. 417 bis 531. 3 Taf. 17 Textf.
- Wolfe, J. K.**, 1916. Fasciation in maize kernels. Am. Naturalist. **50**. S. 306 bis 309.
- Wylie, R. B.**, 1915. A hybrid ragweed. Proc. Iowa Ac. Sc. **22**. S. 127—128. 1 Taf.
- Zikes, H.**, 1916. Über abnorme Kolonienbildungen bei Hefen und Bakterien. Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde 2. Abt. **46**. S. 1—4.
- Zimmermann, W.**, 1916. Orchis Dollii W. Zim. (= O. ustulatus \times Simia). Allg. bot. Zeitschr. **22**. S. 49—52. 1 Textf.
- Zsák, E.**, 1916. Nehány érdekes hybrid Budapest flórájában (einige interessante Hybriden in der Flora von Budapest). Mag. bot. Lap. **15**. S. 60—61.

b) Tiere.

- Adametz, L.**, 1917. Über die Vererbungsweise der Karakullocke bei Kreuzungen von bocharischen Fettschwanzschafen mit Rambouillets. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **17**. S. 161—202.
- Adametz, L.**, 1917. Studien über die Mendelsche Vererbung der wichtigsten Rassenmerkmale der Karakulschafe bei Reinzucht und Kreuzung mit Rambouillets. Bibliotheca genetica. **1**. 258 S. 16 Taf. 32 Textf.
- Allard, H. A.**, 1916. The status of Fowler's toad. Am. Naturalist. **50**. S. 757—763.
- Andrews, E.**, 1916. Color changes in the rhinoceros beetle, *Dynastes tityrus*. Journ. exper. Zool. **20**. S. 435—456. 4 Textf.
- Armbruster, L.**, 1916. Zur Phylogenie der Geschlechtsbestimmung. Zool. Jahrbücher. **40**. S. 342—388.
- Bagg, H. J.**, 1916. Individual differences and family resemblances in animal behavior. Am. Naturalist. **50**. S. 222—236.
- Banta, A. M.**, 1916. Six intergrades in a species of Crustacea. Proceed. Nation. Ac. Sc., Washington. **2**. S. 578—583.
- Bridges, C. B.**, 1916. Nondisjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics. **1**. S. 1—53.
- Castle, W. E.**, 1915. Some experiments in mass selection. Am. Naturalist. **49**. S. 713—726.
- Castle, W. E.**, 1916. Variability under inbreeding and cross-breeding. Am. Naturalist. **50**. S. 178—183.
- Castle, W. E.**, 1916. New light on blending and Mendelian inheritance. Am. Naturalist. **50**. S. 321—334.
- Cockayne, E.**, 1915. „Gynandromorphism“ and kindred problems. Journ. of Genetics. **5**. S. 75—132. 4 Taf. 10 Textf.
- Cutler, D. W. and Doncaster, L.**, 1915. On the Sterility of the Tortoiseshell Tom Cat. Journ. of Genetics. **5**. S. 65. 1 Taf.
- Detlefsen, J. A.**, 1916. Pink-eyed white mice, carrying the color factor. Am. Naturalist. **50**. S. 46—49.
- Dewitz, J.**, 1916. Über die Erbllichkeit der Inversion der Molluskenschale. Zool. Anz. **48**. S. 1—4. 1 Textf.
- Ducke, A.**, 1914. Über Phylogenie und Klassifikation der sozialen Vespiden. Zool. Jahrbücher Abt. System. **36**. S. 329.
- Dürken, B.**, 1916. Über die Wirkung verschiedenfarbiger Umgebung auf die Variation von Schmetterlingsraupen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. **116**. S. 587—626.
- Dunn, L. C.**, 1916. The genetic behavior of mice of the color varieties „black and tan“ and „red“. Am. Naturalist. **50**. S. 664—675.
- Erdmann, Rh. and Woodruff, L.**, 1916. The periodic reorganisation process in *Paramecium caudatum*. Journ. exper. Zool. **20**. S. 59—83. 7 Taf.
- Federley, H.**, 1916. Die Vererbung des Raupendimorphismus von *Chaerocampa elenor* L. Öfersikt af Finska Vetensk.-Soc. Förhandl. **58**. Nr. 17. 13 S.
- Fernandez, M.**, 1916 17. Über Kreuzungen zwischen *Cavia aperea* Linn. und Meerschweinchen. Zool. Anzeiger. **48**. S. 203—205, 209—213.

- Fowler, H. W.**, 1916. Some features of ornamentation in the killifishes or toothed minnows. *Am. Naturalist*. **50**. S. 743—750.
- Goodale, H.**, 1916. Further developments in ovariectomized fowl. *Biol. Bull.* **30**. S. 286—293.
- Goodale, H.**, 1916. Egg production and selection. *Am. Naturalist*. **50**. S. 479—485.
- Haecker, V.**, 1916. Zur Eigenschaftsanalyse der Wirbeltierzeichnung. *Biol. Centralbl.* **36**. S. 448—471. 20 Textf.
- Haldane, J., Sprunt, A. and Haldane, N.**, 1915. Reduplication in Mice. *Journ. of Genetics*. **5**. S. 133—136.
- Hansemann, D. v.**, 1916. Bemerkungen über die Beziehungen der Bastardierung zur Transplantation. *Arch. Entw.-Mech.* **42**. S. 126—128.
- Harris, A. J.**, 1916. Variation, correlation and inheritance of fertility in the mammals. *Am. Naturalist*. **50**. S. 626—636.
- Harris, J. A.**, 1916. Statistical studies of the number of nipples in the mammals. *Am. Naturalist*. **50**. S. 696—704.
- Hasebroek, K.**, 1914. Über die Entstehung des neuzeitlichen Melanismus der Schmetterlinge und die Bedeutung der Hamburger Formen für dessen Ergründung. *Zool. Jahrbücher Abt. System.* **37**. S. 567—600. 8 Textf.
- Hertwig, P.**, 1916. Durch Radiumbestrahlung verursachte Entwicklung von halbkernigen Triton- und Fischembryonen. *Arch. mikrosk. Anatomie*. **87**, Abt. II, S. 63—122. 3 Taf. 13 Textf.
- Heuscher, H.**, 1916. Das Zooplankton des Zürichsees mit besonderer Berücksichtigung der Variabilität einiger Planktoncladoceren. *Arch. f. Hydrobiologie u. Planktonkunde*. **11**. S. 1—81, 153—240 mit 1 Taf. 36 Textf. 2 graphischen Darstellungen und 1 Übersichtstabelle.
- Iwanow, E. und Philiptschenko, J.**, 1916. Beschreibung von Hybriden zwischen Wisent und Hausrind. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **16**. S. 1—48.
- Jollos, V.**, 1916. Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. *Biol. Centralbl.* **36**. S. 497—514. 8 Textf.
- Kaltenbach, R.**, 1917. Über Eierstocktransplantation bei Rouen- und Pökingenten. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **17**. S. 251—253. 1 Textf.
- Koehler, O.**, 1915 und 1916. Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **15**. S. 1—163 und 177—295. 7 Textf.
- Künkel, K.**, 1916. Zur Biologie der Lungenschnecken. Ergebnisse vieljähriger Züchtungen und Experimente. Heidelberg, C. Winter. 440 S. 8°. 1 Taf. 48 Textf.
- Lashley, K.**, 1916. Results of continued selection in Hydra. *Journ. exper. Zool.* **20**. S. 19—26.
- Lenz, F.**, 1917. Einschüchterungsauslese und weibliche Wahl bei Tier und Mensch. *Arch. Rass. u. Ges.biologie*. **12**. S. 129—150.
- Little, C. C.**, 1916. The occurrence of three recognized color mutations in mice. *Am. Naturalist*. **50**. S. 335—349.
- Loeb, J.**, 1916. The sex of parthenogenetic frogs. *Proc. National Acad. Sciences U. S. A.* **2**. S. 313—317.

- Luther, A.**, 1915. Zuchtversuche an Ackerschnecken *Agriolimax reticulatus* Müll. und *Ag. agrestis* L. Acta societatis pro fauna et flora fennica. **40**, Nr. 2. 42 S. 2 Textf.
- Macbride, E. W. and Jackson, A.**, 1915. The inheritance of colour in the stick-insect, *Caranis morosus*. Proc. Roy. Soc. London B. **89**, S. 109 bis 118. 2 Taf.
- MacDowell, E. C.**, 1916. Piebald rats and multiple factors. Am. Naturalist. **50**, S. 719—742.
- Mesnil, F.**, 1914. Variations spontanées de la sensibilité au sérum humain normal d'un *Trypanosoma gambiense*. C. R. soc. biol. **77**, S. 564—567.
- Metz, C. W.**, 1916. Linked Mendelian characters in a new species of *Drosophila*. Science N. S. **44**, S. 431—432.
- Morgan, T. H.**, 1916. The Engster gynandromorph bees. Am. Naturalist. **50**, S. 39—45.
- Nichols, J. T.**, 1916. On primarily unadaptive variants. Am. Naturalist. **50**, S. 565—574.
- Onslow, H.**, 1915. A contribution to our knowledge of the chemistry of coat-colour in animals and of dominant and recessive whiteness. Proc. Roy. Soc. London B. **89**, S. 36—58.
- Porzig, M.**, 1916. Die Vererbung in der Kaninchenzucht. Flugschr. Deutsch. Ges. Züchtungskunde **38**, S. 1—56.
- Reese, A. M.**, 1916. Variations in the vermilion-spotted newt, *Diemyctylus viridescens*. Am. Naturalist. **50**, S. 316—319. 20 Textf.
- Riddle, O.**, 1914. A quantitative basis of sex as indicated by the sex behavior of Doves from a sex controlled series. Science N. S. **39**, S. 440.
- Riddle, O.**, 1916. Sex control and known correlations in pigeons. Am. Naturalist. **50**, S. 385—410.
- Shull, A. F.**, 1915. Periodicity in the production of males in *Hydatina senta*. Biol. Bulletin. **28**, S. 187—197.
- Stockard, C. R. and Papanicolaou, G.**, 1916. A further analysis of the hereditary transmission of degeneracy and deformities by the descendants of alcoholized mammals. Am. Naturalist. **50**, S. 65—88, 144—177.
- Stocking, R. J.**, 1915. Variation and inheritance in abnormalities occurring after conjugation in *Paramecium caudatum*. Journ. exper. Zoology. **19**, S. 389—449.
- Tanaka, Y.**, 1916. Genetic studies on the silkworms. Journ. Coll. Agricult. Sapporo, Japan. **7**, S. 129—255. 6 Taf.
- Thomas, R.**, 1916. Colour and pattern-transference in Pheasant crosses. Journ. of Genetics. **5**, S. 243—280. 7 Taf.
- Weinberg, W.**, 1916. Nachträge zu meiner Arbeit: Auslesewirkungen bei biologisch statistischen Problemen. Arch. Rass. u. Ges. biologie. **11**, S. 569—573.
- Weldon, W.**, 1915. Mice breeding experiments. Records of Matings. Biometrika. **11**, Appendix. S. 1—60. 1 Taf. 7 Textf.
- Wentworth, E. N.**, 1916. A sex limited color in Ayrshire cattle. Journ. Agric. Research. Washington. **6**, S. 141—147.

- Wentworth, E. N. and Aubel, E.**, 1916. Inheritance of fertility in swine. Journ. Agric. Research. Washington. **5**. S. 1145—1160.
- Werneke, Fr.**, 1916. Die Pigmentierung der Farbenrassen von *Mus musculus* und ihre Beziehung zur Vererbung. Arch. Entw.-Mech. **42**. S. 72—106. 2 Taf. 2 Textf.
- Whitney, D.**, 1916. The control of sex by food in five species of Rotifers. Journ. exper. Zool. **20**. S. 263—296. 7 Textf.
- Whitney, D. D.**, 1916. Parthenogenesis and sexual reproduction in Rotifers. Experimental research upon *Brachionus pala*. Am. Naturalist. **50**. S. 50—52.
- Woodlock, J.**, 1916. Some experiments in heredity with *Abraxas grossulariata* and two of its varieties. Journ. of Genetics. **5**. S. 183—188. 1 Taf.

e) Mensch.

- Anton, G.**, 1914. Über familiäre Dysostose beginnend bei der Geschlechtsreife (Pubertätsdysostose). Arch. f. Psychiatrie. **54**. S. 76—88.
- Benders, A. M.**, 1916. De toeneming der lichaamslengte van de mannelijke bevolking in Nederland. Nederl. Tijdschrift voor Geneeskunde. 12 S.
- Boven, W.**, 1915. Similarité et Mendélisme dans l'hérédité de la démence précoce et de la folie maniaque-dépressive. Diss. Lausanne-Vevay. 247 S.
- Chvostek, F.**, 1913. Das konstitutionelle Moment in der Morb. Basedowii. Zeitschr. f. angew. Anatomie u. Konstitutionslehre. **1**. S. 27—74.
- Conard und Davenport**, 1915. Hereditary fragility of bone (fragilitas ossium, osteopsathyrosis). Eugenics record office Bull. No. 14 Cold Spring Harbour N. Y.
- Cushing, H.**, 1916. Hereditary ankylosis of the proximal phalangeal joints (sympalangism). Genetics. **1**. S. 90—106.
- Drinkwater, H.**, 1916. Inheritance of artistic and musical ability. Journ. of Genetics. **5**. S. 229—242.
- Ebstein, E.**, 1916. Zur Polydaktylie in einem südarabischen Herrscher-geschlecht. Die Naturwissenschaften. **4**. S. 603—604.
- Engelhard, C. F.**, 1915. Eine Familie mit hereditärem Nystagmus. Zeitschr. f. gesamte Neurol. u. Psychiatrie. **28**. S. 319—338. 1 Textf.
- Fritsch, G.**, 1916. Buschmannhaar im Gegensatz zu gestapelten Spirallocken. Zeitschr. f. Ethnologie. **48**. S. 1—7.
- Goddard, H. H.**, 1914. Die Familie Kallilak, eine Studie über die Vererbung des Schwachsinn. Berecht. dtsh. Übersetzung von Dr. phil. Karl Wilker. Langensalza, Beyer u. Söhne. 67 S. 14 Taf.
- Goldschmidt, R.**, 1916. Die biologischen Grundlagen der konträren Sexualität und des Hermaphroditismus beim Menschen. Arch. Rass. u. Ges.-biologie. **12**. S. 1—15.
- Harris, J. A. and Vivian, R. H.**, 1914. Variation and correlation in the meanage at marriage of men and women. Am. Naturalist. **48**. S. 635 bis 637.
- Hausehild, 1916.** Das Mendeln des Schädels. Zeitschr. f. Ethnologie. **48**. S. 35—40.

- Jancke**, 1916. Über eine Bettnässerfamilie; zugleich ein Beitrag zur Erblichkeit der Spina bifida. Dtsch. Zeitschr. Nervenheilkunde. **54**. S. 255 bis 258. 1 Textf.
- Jones, D. F. and Mason, S. L.**, 1916. Inheritance of congenital cataract. Am. Naturalist. S. 119—125.
- Jones, D. F. and Fowler, S. L.**, 1916. Further remarks on the inheritance of congenital cataract. Am. Naturalist. **50**. S. 751—757.
- Kantorowicz, A.**, 1915. Die Progenie und ihre Vererbung. Dtsch. Monatsschr. f. Zahnheilkunde. S. 105—128.
- Krause, A.**, 1916. Polydaktylie auf Sardinien. Die Naturwissenschaften. **4**. S. 723.
- Lenz, F.**, 1916. Eine Erklärung des Schwankens der Knabenziffer. Arch. Rass. u. Ges.biologie. **11**. S. 629—632.
- Lewandowsky, M.**, 1916. Erbliche Kältelähmung. Zeitschr. f. gesamte Neurol. u. Psychiatrie. **34**. S. 107—118.
- Medow, W.**, 1914. Zur Erblichkeitsfrage in der Psychiatrie. Zeitschr. f. gesamte Neurol. u. Psychiatrie. **26**. S. 493—545.
- Orensteen, M.**, 1915. Correlation of anthropometrical measurements in Cairo-born natives. Biometrika. **11**. S. 67—81.
- Peiser, H.**, 1915. Zur familiären Häufung des Carcinoms. Mediz. Klinik. **11**. S. 193.
- Peters, W.**, 1915. Vererbung psychischer Fähigkeiten. Fortschr. d. Psychologie. **3**. S. 185—382.
- Pfaundler, H. v.**, 1915. Körpermaßstudien an Kindern. Zeitschr. f. Kinderheilkunde. **14**. S. 1—148. 8 Taf. 5 Textf.
- Prengowski, P.**, 1916. Über das hereditäre Auftreten der spastischen vasomotorischen Neurose (mit psychischen Erscheinungen). Arch. Psychiatrie. **56**. S. 836—848.
- Pribram, H.**, 1915. Über die Vererbung der diabetischen Konstitution. Zentralbl. innere Medizin. **36**. S. 328—329.
- Reitter, K.**, 1915. Eine neue Familie mit spastischer Spinalparalyse. Dtsch. Zeitschr. Nervenheilkunde. **53**. S. 470—475. 1 Textf.
- Riebeth**, 1916. Über das Vorkommen von Dementia praecox und manisch-depressivem Irresein bei Geschwistern. Zeitschr. f. gesamte Neurol. u. Psychiatrie. **31**. S. 429—500.
- Rosenhaupt, H.**, 1915. Kasuistischer Beitrag zur Vererbungsfrage bei akuter Leukämie. Kinderarzt. **26**. S. 49—51.
- Rothmann, M.**, 1915. Über familiäres Vorkommen von Friedreichscher Ataxie, Myxödem und Zwergwuchs. Berl. klin. Wochenschrift. **52**. S. 31—32.
- Rüdin, E.**, 1916. Studien über Vererbung und Entstehung geistiger Störungen. I. Zur Vererbung und Neuentstehung der Dementia praecox. Monographien a. d. Gesamtgebiet d. Neurologie und Psychiatrie. Springer, Berlin. Heft 12. 172 S. 66 Textf. u. Tabellen.
- Rülf, J.**, 1913. Der familiäre Rindenkrampf. Arch. f. Psychiatrie. **52**. S. 748 bis 779.
- Schöne, G.**, 1916. Austausch normaler Gewebe zwischen blutsverwandten Individuen. Beitr. klinisch. Chirurgie. **99**. S. 233—264. 5 Taf.

- Sigismund, Fr.**, 1916. Vererbung von Haar- und Augenfarbe. Politisch-Anthropol. Monatsschrift. **15**. S. 552—553.
- Steiner, G.**, 1914. Über die familiäre Anlage zur Epilepsie. Ein Beitrag zur nosologischen Differenzierung bestimmter Epilepsieformen. Zeitschr. f. gesamte Neurol. u. Psychiatrie. **24**. S. 315—343.
- Strebel, J. und Steiger, O.**, 1915. Korrelation der Vererbung von Augenleiden (Ektopia lentium cong., Ektopia pupillae, Myopie) und sogenannten nicht angeborenen Herzfehlern. Arch. für Augenheilkunde. **78**. S. 208—238. 9 Taf. 5 Textf.

III. Arbeiten über Abstammungslehre, ausgehend von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, Physiologie (Serologie) und Entwicklungsgeschichte, der Tier- und Pflanzengeographie.

a) Pflanzen.

- Benedict, R. C.**, 1916. The origin of new varieties of *Nephrolepis* by orthogenetic saltation. Bull. Torrey Bot. Club. **43**. S. 207—254.
- Dahlgren, K. V. O.**, 1916. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. K. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. **56**, No. 4. 77 S. 3 Taf. 137 Textf.
- Diels, L.**, 1916. Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. Ber. dtsh. bot. Ges. **34**. S. 758—774. 4 Textf.
- Domin, K.**, 1915. Vergleichende Studien über den Fichtenspargel mit Bemerkungen über Morphologie, Phytogeographie, Phylogenie und systematische Gliederung der Monotropoiden. Sitzber. kgl. böhm. Ges. Wiss. S. 1—111.
- Liehr, O.**, 1916. Ist die angenommene Verwandtschaft der Helobiae und Polycarpicae auch in ihrer Cytologie zu erkennen? Beitr. Biologie d. Pflanzen. **13**. S. 135—220. 4 Taf.
- Müller, K.**, 1916. Über Anpassungen der Lebermoose an extremen Lichtgenuß. Ber. dtsh. bot. Ges. **34**. S. 142—152.
- Murbeck, S.**, 1916. Über die Organisation, Biologie und verwandtschaftlichen Beziehungen der Neuradoiden. Lunds Univ. Arsskr. 1916 N. T. 2. **12**. S. 1—28.
- Pascher, A.**, 1916. Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen. Ber. dtsh. bot. Ges. **34**. S. 440—447.
- Popoff, M. and Konsuleff, St.**, 1915. Serologische Untersuchungen über pflanzliche Öle (Präzipitinreaktion). Centralbl. Bakt. u. Paras.kunde. 2. Abt. **44**. S. 658—659.
- Schaede, R.**, 1916. Studie zur Stammesgeschichte der Gefäßpflanzen auf Grund vergleichend anatomischer und ökologischer Untersuchung. Beitr. Biologie d. Pflanzen. **13**. S. 97—134. 2 Taf.
- Schulz, A.**, 1916. Über die nackte und die beschaltete Saatgerste der alten Ägypter. Ber. dtsh. bot. Ges. **34**. S. 607—619. 1 Taf.
- Schulz, A.**, 1916. Der Emmer des alten Ägyptens. Ber. dtsh. bot. Ges. **34**. S. 697—709. 1 Taf.

- Theisser, T.**, 1916. Zur Phylogenie der Pseudosphaerieren in: Mykologische Abhandlungen. Verh. K. u. K. zool.-bot. Ges. Wien. **66**. S. 296—321.
- Vries, H. de**, 1916. Die endemischen Pflanzen von Ceylon und die mutierenden Oenotheren. Biol. Centralbl. **36**. S. 1—11.
- Willis, J. C.**, 1916. The evolution of species in Ceylon, with reference to the dying out of species. Ann. Botany. **30**. S. 1—23. 2 Textf.
- Worsdell, W. C.**, 1915. The origin and meaning of medullary (intraxylary) phloem in the stems of dicotyledons. I. Cucurbitaceae. Ann. Botany. **29**. S. 567—590. 10 Textf.

b) Tiere.

- Adloff, P.**, 1916. Die Entwicklung des Zahnsystems der Säugetiere und des Menschen. Eine Kritik der Dimertheorie von Bolk. Berlin, Meusser. 111 S. gr. 8^o. 2 Taf. 83 Textf.
- Arlt, T.**, 1915. Die Stammesgeschichte der Primaten und die Entwicklung der Menschenrassen. Fortschr. d. Rassenkunde. Heft 1. VIII u. 52 S.
- Bemmelen, J. F. van**, 1916. On the phylogenetic significance of the wing-markings in Hepialids. Proc. Royal Acad. Amsterdam. **18**. S. 1255.
- Blank, E.**, 1916. Die Knickschwänze der Mäuse. Arch. Entw.-Mech. **42**. S. 333—406.
- Botke, J.**, 1916. A contribution to the knowledge of the phylogeny of the wing pattern in Lepidoptera. Proc. Royal Acad. Amsterdam. **18**. S. 1557.
- Child, C.**, 1916. Studies on the dynamics of morphogenesis in experimental reproduction and inheritance. Journ. exper. Zool. **21**. S. 101—126.
- Goodale, H.**, 1916. A feminized cockerel. Journ. exper. Zool. **20**. S. 421 bis 428.
- Greil, A.**, 1914. Zur Frage der Phylogenese der Lunge bei den Wirbeltieren. Anat. Anzeiger. **47**. S. 202—206.
- Hawkes, O.**, 1916. The effect of moisture upon the silk of the hybrid *Philosamia (Attacus) ricini* Bois. ♂ × *Philosamia cynthia* (Drury) ♀. Journ. exper. Zool. **21**. S. 51—60.
- Krieg, H.**, 1916. Beobachtungen an deutschen Pferden in Rußland (Winterfell). Naturw. Wochensch. **15**. S. 379—380.
- Krieg, H.**, 1916. Zebroide Streifung an russischen Pferden. Zool. Anz. **47**. S. 185—188. 3 Textf.
- Laurens, H.**, 1916. The reactions of the melanophores of *Amblystoma* larvae. The supposed influence of the pineal organ. Journ. exper. Zool. **20**. S. 237—261. 6 Textf.
- Leche, W.**, 1915. Zur Frage nach der stammesgeschichtlichen Bedeutung des Milchgebisses bei den Säugetieren. II. Zool. Jahrbücher, Abt. System. **38**. S. 275—370. 126 Textf.
- Mühlendorf, A.**, 1914. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und den phylogenetischen Beziehungen der *Gordius*larve. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. **111**. S. 1—75. 3 Taf. 4 Textf.
- Petrunkewitsch, A.**, 1916. The shape of the sternum in scorpions as a systematic and phylogenetic character. Am. Naturalist. **50**. S. 600—608.

- Schultz, W.**, 1916. Schwarzfärbung weißer Haare und die Entwicklungsmechanik der Farben von Haaren und Federn. II. und III. Arch. Entw.-Mech. **42**. S. 139—167, 222—242. 2 + 1 Taf.
- Schuster, W.**, 1916. Gewichte von Vogeleiern. Zool. Anz. **48**. S. 138—139.
- Schwalbe, G.**, 1915. Über die Bedeutung der äußerlichen Parasiten für die Phylogenie der Säugetiere und des Menschen. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie. **17**. S. 585—590.
- Scott, G. G.**, 1916. The evolutionary significance of the osmotic pressure of the blood. Am. Naturalist. **50**. S. 641—663.
- Shull, A. and Ladoff, S.**, 1916. Factors affecting male-production in Hydatina. Journ. exper. Zool. **21**. S. 127—161. 1 Textf.
- Spaeth, R.**, 1916. Evidence proving the melanophore to be a disguised type of smooth muscle cell. Journ. exper. Zool. **20**. S. 193—215. 2 Textf.
- Steinach, E.**, 1916. Pubertätsdrüsen und Zwitterbildung. Arch. Entw.-Mech. **42**. S. 307—332.
- Steinach, E. und Holzknecht, G.**, 1916. Erhöhte Wirkungen der inneren Sekretion bei Hypertrophie der Pubertätsdrüsen. Arch. Entw.-Mech. **42**. S. 490—507. 2 Taf. 4 Textf.
- Toldt, K.**, 1915. Äußerliche Untersuchung eines neugeborenen Hippopotamus amphibius L. mit besonderer Berücksichtigung des Integumentes und Bemerkungen über die fetalen Formen der Zehenspitzenbekleidung bei Säugetieren. Denkschriften K. Ak. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. **92**. 55 S. 6 Taf. 2 Textf.

c) Mensch.

- Adloff, P.**, 1916. Die Entwicklung des Zahnsystems der Säugetiere und des Menschen. Eine Kritik der Dimertheorie von Bolk. Berlin, Meusser. 111 S. gr. 8°. 2 Taf. 83 Textf.
- Arlt, T.**, 1915. Die Stammesgeschichte der Primaten und die Entwicklung der Menschenrassen. Fortschr. d. Rassenkunde. Heft 1. VIII u. 52 S.
- Cragg, E. and Drinkwater, H.**, 1916. Hereditary absence of phalangs through five generations. Journ. of Genetics. **6**. S. 81—89. 1 Taf. 10 Textf.
- Grunewaldt, J.**, 1916. Die Platyknie im Lichte der Mechanik der Phylogenese und der Pathologie. Arch. Anthropologie N. F. **15**. S. 77—105. 5 Textf.
- Pöck, R.**, 1916. Ein Tasmanierschädel im k. k. naturhistorischen Hofmuseum. Die anthropologische und ethnologische Stellung der Tasmanier. Mitt. anthropol. Ges. Wien. **46**. S. 37—91. 9 Taf. 2 Textf.
- Schlaginhaufen, O.**, 1916. Pygmäenrassen und Pygmäenfrage. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich. **61**. S. 249—276.
- Schwalbe, G.**, 1916. Über das Intermetatarseum. Ein Beitrag zur Entstehungsgeschichte des menschlichen Fußes. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie. **20**. S. 1—50. 16 Textf.
- Waterman, T. T.**, 1916. Evolution of the chin. Am. Naturalist. **50**. S. 237 bis 242.

IV. Arbeiten über die cytologische Basis der Vererbungserscheinungen.

a) Pflanzen.

- Breslawetz, L.**, 1916. On the number of chromosomes and on the dimensions of nucleus of some forms of *Antirrhinum* (russ. und engl.). Bull. appl. Bot. Petrograd. **9**. S. 281—293.
- Bridges, C. B.**, 1916. Nondisjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics. **1**. S. 1—53.
- Correns, C.**, 1916. Über den Unterschied zwischen tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Centralbl. **36**. S. 12—24.
- Dahlgren, K. V. O.**, 1916. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. **56**, No. 4. S. 77. 3 Taf. 137 Textf.
- Emerson, R. A.**, 1916. The calculation of linkage intensities. Am. Naturalist. **50**. S. 411—420.
- Fischer, E.**, 1916. Mykologische Beiträge 5—10. Zur Frage der Vererbung der Empfänglichkeit von Pflanzen für parasitische Pilze. Mitt. Naturf. Ges. Bern. S. 144—156.
- Flaksberger, C.**, 1915. Wheat varieties in Siberia (russ. und engl.). Bull. appl. Bot. **8**. S. 857—862.
- Fujii, K. and Kuwada, Y.**, 1916. On the composition of factorial formula for zygotes in the study of inheritance of seed characters of *Zea Mays* L. with note on seed pigments. Bot. Mag. Tokyo. **30**. S. 83—88.
- Gates, R. R. und Goodspeed, T. H.**, 1916. Pollen sterility in relation to crossing. Science N. S. **43**. S. 857—860.
- Haase-Bessel, G.**, 1916. Digitalisstudien I. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **16**. S. 293—314. 4 Taf. 6 Textf.
- Hartmann, O.**, 1916. Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei *Ceratium* und seine Bedeutung für Variation und Periodizität. Arch. f. Zellforsch. **14**. S. 373—406. 4 Taf.
- Holmgren, J.**, 1916. Apogamie bei der Gattung *Eupatorium*. Svensk bot. Tidskrift. **10**. S. 263—268.
- Liehr, O.**, 1916. Ist die angenommene Verwandtschaft der Helobiae und Polycarpicae auch in ihrer Cytologie zu erkennen? Beitr. Biologie d. Pflanzen. **13**. S. 135—220. 4 Taf.
- Minchin, E. A.**, 1916. The evolution of the cell. Am. Naturalist. **50**. S. 5—38, 106—118, 271—283.
- Renner, O.**, 1917. Die tauben Samen der Oenotheren. Ber. dtsch. bot. Ges. **34**. S. 858—869.
- Stomps, T. J.**, 1916. Über den Zusammenhang zwischen Natur und Chromosomenzahl bei den Oenotheren. Biol. Centralbl. **36**. S. 129—160.
- Tischler, G.**, 1916. Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. Progressus rei botanicae. **5**. S. 164—284.
- Winkler, H.**, 1916. Experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot. **8**. S. 418—531. 3 Taf. 17 Textf.

b) Tiere.

- Bridges, C. B.**, 1916. Nondisjunction as proof of the Chromosome theory of heredity. *Genetics*. **1**. S. 1—53.
- Castle, W. E.**, 1916. Tables of linkage intensities. *Am. Naturalist*. **50**. S. 575—576.
- Cutler, D. and Doncaster, L.**, 1915. On the sterility of the tortoiseshell tom Cat. *Journ. of Genetics*. **5**. S. 65—73.
- Doncaster, L.**, 1916. Gametogenesis and sex-determination in the Gall-fly *Neuroterus lenticularis* (*Spathogaster baccharum*) III. *Proc. Roy. Soc. London B*. **89**. S. 183—200. 2 Taf.
- Federley, H.**, 1915. Chromosomenstudien an Mischlingen. I. Die Chromosomenkonjugation bei der Gametogenese von *Smerinthus populi* var. *austauti* \times *populi*. Ein Beitrag zur Frage der Chromosomenindividualität und der Gametenreinheit. Öfersikt af Finska Vetensk.-Soc. Förhandl. **57**. 36 S.
- Federley, H.**, 1915. Chromosomenstudien an Mischlingen. II. Die Spermatogenese des Bastards *Dicranura erminea* $\varnothing \times$ *D. vinula* σ^7 . Öfersikt af Finska Vetensk.-Soc. Förhandl. **57**. 26 S.
- Federley, H.**, 1916. Chromosomenstudien an Mischlingen. III. Die Spermatogenese des Bastards *Chaerocampa porcellus* $\varnothing \times$ *elpenor* σ^7 . Öfersikt af Finska Vetensk.-Soc. Förhandl. **58**. 17 S.
- Federley, H.**, 1916. Kromosomer och ärftlighhet. (Föredrag) mit dtsh. Referat. Finska Läkaresällskapets Handlingar. **58**. S. 1755—1791.
- Goodrich, H.**, 1916. The germ cells in *Ascaris incurva*. *Journ. exper. Zool.* **21**. S. 61—100. 3 Taf. 11 Textf.
- Hertwig, P.**, 1916. Durch Radiumbestrahlung verursachte Entwicklung von halbkernigen Triton- und Fischembryonen. *Arch. mikrosk. Anatomie*. **87**, Abt. II. S. 63—122. 3 Taf. 13 Textf.
- Kernewitz, B.**, 1915. Spermiogenese bei Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomen. *Arch. f. Naturgeschichte*. Abt. A. S. 1—34. 3 Taf. 14 Textf.
- Loeb, J.**, 1916. The sex of parthenogenetic frogs. *Proc. National Acad. Sciences U. S. A.* **2**. S. 313—317.
- Metz, Ch. W.**, 1916. Chromosome studies on the Diptera. *Journ. exper. Zool.* **21**. S. 213—280. 8 Taf.
- Metz, C. W.**, 1916. Chromosome studies in Diptera. *Am. Naturalist*. **50**. S. 587—599.
- Morgan, T. H. A., Sturtevant, A. H., Müller, A. J. und Bridges, C. B.**, 1915. The mechanism of Mendelian heredity. London, Constable & Co. 7 Taf.
- Muller, H. J.**, 1916. The mechanism of crossing over. *Am. Naturalist*. **50**. S. 193—221, 284—305, 350—366, 421—434. 13 Textf.
- Painter, Th.**, 1916. Contributions to the study of cell mechanisms. I. Spiral asters. *Journ. exper. Zool.* **20**. S. 509—528. 2 Taf. 7 Textf.
- Trow, A.**, 1916. A criticism of the hypothesis of linkage and crossing over. *Journ. of Genetics*. **5**. S. 281—297.

V. Angewandte Vererbungslehre in Züchtung, Sociologie und Medizin.

a) Pflanzen.

- Batchelor, L. D.**, 1916. Problems in walnut-breeding. Journ. Heredity. **7**. S. 61—65. 2 Textf.
- Bateson, W.**, 1916. Note on experiments with flax at the John Innes Horticultural Institution. Journ. of Genetics. **5**. S. 199.
- Caron-Eldingen, v.**, 1916. Neue wissenschaftliche und praktische Erfahrungen bei der Züchtung deutscher Kleberweizen. Deutsch Landwirtschaftl. Presse. S. 112.
- Cohen Stuart, C. P.**, 1916. Voorbereidende onderzoekingen ten dienste van de selektie der Theeplant. Mededeelingen van het Proefstation voor Thee. No. 40. S. 328 ff.
- Dillmann, A. C.**, 1916. Breeding millet and sorgho for drought adaptation. Bull. U. S. Dep. agr. **19** S. 7 Taf.
- Edgerton, C. W.**, 1915. A new method of selecting tomatoes for resistance to the wilt disease. Science N. S. **42**. S. 914—915.
- Fruwirth, C.**, 1915. Versuche zur Wirkung der Auslese. Versuche mit Senf (*Sinapis alba*). Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 395—412.
- Fruwirth, C.**, 1915. Versuche zur Wirkung der Auslese. Versuche mit Hafer. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 413—451. 6 Textf.
- Fruwirth, C.**, 1916. Beiträge zu den Grundlagen der Züchtung einiger landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. V. Gräser. Naturw. Zeitschr. Forst- u. Landwirtschaft. **14**. S. 127—149.
- Heribert-Nilsson, N.**, 1916. Populationsanalysen und Erbliehkeitsversuche über die Selbststerilität, Selbstfertilität und Sterilität bei dem Roggen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **4**. S. 1—44. 5 Taf. 3 Textf.
- Heribert-Nilsson, N.**, 1916. Framställning och pröfning af nya potatissorter. Weibulls Årsbok. **11**, 2. S. 3—7.
- Heribert-Nilsson, N.**, 1916. Specialiserade rågsorter. Weibulls Årsbok. **11**, 4. S. 8—12.
- Kieffling, L.**, 1919. Über die Streifenkrankheit der Gerste als Sorten- und Linienkrankheit und einiges über ihre Bekämpfung. Fühlings landw. Ztg. **65**. S. 537.
- Lundberg, J. Fr.**, Potatisarbetena under åren 1913—1915. Sveriges Utsädesf. Tidskrift. **26**. S. 76—89.
- Nilsson-Ehle, H.**, 1916. Hveteförädlingen för Svealand, jämte öfverblick öfver den svenska hösthveteodlingens utveckling under senaste tjugofem årsperiod. Sveriges Utsädesf. Tidskrift. **26**. S. 5—23.
- Nilsson-Ehle, H.**, 1916. Ytterligare nya sorter af hvete och hafre, som under närmaste åren torde komma i marknaden. Sveriges Utsädesf. Tidskrift. **26**. S. 113—118.
- Tschermack, E. v.**, 1916. Über den gegenwärtigen Stand der Gemüsezüchtung. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **4**. S. 65—104.
- Walldén, N. J.**, 1916. Yttre orsakers och ärftliga anlags inverkan på gröningsförmågan. Sveriges Utsädesf. Tidskrift. **26**. S. 146—162.

White, 1915. The crossing of flowers. Brooklyn bot. garden leaflets. 11 S. 8 Textf.

Witte, H., 1916. Om engelskt rajgräs, dess historia, odling och förädling samt några med detta gräs på Svalöf utförda försök. Sveriges Utsädesf. Tidskrift. **26.** S. 195—208.

b) Tiere.

Appel, A., 1916. Der skandinavische Ursprung des ungehörnten englischen Viehs. Jahrb. Tierzucht. **10.** S. 220—226.

Frost, J., 1916. Die Herkunft der skandinavischen Rinder und deren heute noch vorhandene Urformen. Jahrb. Tierzucht. **10.** S. 190—219. 21 Textf.

Keller, K., 1916. Die Körperform der unfruchtbaren Zwillinge beim Rinde. Jahrb. Tierzucht. **10.** S. 103—164. 12 Textf.

Osthoff, Fr., 1915. Blutlinien und Stämme des westpreußischen edlen Halbblutes. Arb. dtsh. Ges. Züchtungskunde. **21.** S. 1—248. 17 Taf.

Porzig, M., 1916. Die Vererbung in der Kaninchenzucht. Mit Anhang: Vererbungsfragen von K. Königs. 38. Flugschr. dtsh. Ges. f. Züchtungskunde Berlin.

Schaper, E., 1916. Gute Milchleistung bei enger Inzucht. Jahrb. Tierzucht. **10.** S. 250.

Schulz, K., 1916. Tierzucht- und Schafzuchtfragen. 37. Flugschrift dtsh. Ges. Züchtungskunde. 28 S. 4 Taf.

Ulrich, R., 1916. Zuchtversuche mit Enten. Deutsche landw. Tierzucht. S. 309.

Unger, W. v., 1915. Die Senner. Beitrag zur Geschichte der deutschen Pferdezeit. 36. Flugschrift dtsh. Ges. Züchtungskunde. S. 1—78. 14 Textf.

Wriedt, Ch., 1915. Das gudsbrandsdalische Pferd in Norwegen. Jahrb. Tierzucht. **10.** S. 165—189. 3 Textf.

c) Mensch.

Davenport, C. B., 1916. The hereditary factor in Pellagra. Arch. of internal Medicine. **18.** S. 4—31.

Eliassow, W., 1916. Erbliche Belastung und Entwicklung von Hilfsschulkindern. Arch. f. Psychiatrie. **56.** S. 123—173.

Gruber, M. v. und Eucken, R., 1916. Ethische und hygienische Aufgaben der Gegenwart. 2 Vorträge. Mäßigkeitsverlag Berlin. 46 S.

Hertz, F., 1915. Rasse und Kultur. 2. neubearb. u. verm. Aufl. von: Moderne Rassetheorien. Kröner, Leipzig. 421 S.

Hoffmann, G. v., 1917. Rassenhygiene und Fortpflanzungshygiene (Eugenik). Vortrag. Öffentl. Gesundheitspflege, Verl. Vieweg u. Sohn, Braunschweig. 11 S.

Hutten, K., 1916. Kritik der rassenhygienischen und bevölkerungspolitischen Bestrebungen. Pol. anthropol. Monatsschrift. **15.** S. 461—468.

- Krueger, H.**, 1914. Die Frage nach einer vererbaren Disposition zu Geisteskrankheiten und ihren Gesetzen. *Zeitschr. f. gesamte Neurol. u. Psychiatrie*. **24**. S. 113—182. 2 Textf.
- Lotsy, J. P.**, 1916. Sur les rapports entre des problèmes sociaux et quelques résultats de la théorie moderne de l'hérédité. *Arch. néerl. Sc. exactes et nat. Sér. III B.* **3**. S. 151.
- Luschan, F. v.**, 1915. Die Neger der Vereinigten Staaten. *Koloniale Rundschau*. S. 504—540.
- Martius, F.**, 1914. Konstitution und Vererbung in ihren Beziehungen zur Pathologie. In: „Encyklopädie der klinischen Medizin“, Springer, Berlin. 258 S. 13 Textf.
- Siemens, H. W.**, 1916. Die Familie Siemens. Ein kasuistischer Beitrag zur Frage des Geburtenrückgangs. *Arch. Rass. u. Ges.biologie*. **11**. S. 486 bis 490.
- Siemens, H. W.**, 1916. Die Proletarisierung unseres Nachwuchses. *Arch. Rass. u. Ges.biologie*. **12**. S. 43—55.
- Sommer, G.**, 1916. Geistige Veranlagung und Vererbung. Aus Natur und Geisteswelt. **512**. kl. 8°. Teubner, Leipzig. 118 S.
- Vogt, R.**, 1914. Arvelighetslaere og Racehygiene. Kristiania, Cammermeyers Boghandel.
- Weinberg, W.**, 1916. Über die Frage der Minderwertigkeit der Erstgeborenen. *Öff. Gesundheitspflege*. **1**. S. 313—340.
- Weinberg, W.**, 1916. Auslesewirkungen der Sterblichkeit. *Arch. Rass. u. Ges.biologie*. **11**. S. 425—434.
- Weinberg, W.**, 1915, 16. Zur Korrektur des Einflusses der Lebensdauer und Todesauslese auf die Ergebnisse bestimmter Kreuzungen. *Arch. Rass. u. Ges.biologie*. **11**. S. 434—444.
- Zeissl, M. v.**, 1915. Wesen und Vererbung gewisser infektiöser Krankheiten und deren Einfluß auf den Wundverlauf. *Berl. klinische Wochenschr.* **52**. S. 438—442.

Paläontologische Literatur.

1. Allgemeines.

- Bassler, R. S.**, 1915. Bibliographic Index of American Ordovician and Silurian Fossils. *U. S. Nat. Mus. Bull.* **92**. 1521 S. 4 Tab.
- Branca, W.**, 1916. Über paläontologische Hypothesen; Zwei gleichberechtigte Wege paläontologischer Forschung und Die Frage einer Teilung der Geologie-Paläontologie. *Centrabl. f. Min. usw.* S. 243—253, 277—287, 300—312, 325—336.
- Deecke, W.**, 1916. Paläobiologische Studien. *Sitzber. Heidelberger Ak. Wiss. Abt. B.* **33** S.

- Fraipont, Ch.**, 1915. Essais de Paléontologie expérimentale. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. **37**. S. 435—451.
- Fossilium Catalogus**, 1916. II. Plantae. Pars 8. K. Nagel. Betulaceae. 177 S.
- Wepfer, E.**, 1916. Ein wichtiger Grund für die Lückenhaftigkeit paläontologischer Überlieferung. Centralbl. f. Min. usw. S. 105—113.
- Wulff, R.**, 1916. Ein Beitrag zur Präparation fossiler Korallen. Centralbl. für Min. usw. S. 445—446.

2. Faunen.

- Born, A.**, 1916. Die Calymene Tristani-Stufe (mittleres Untersilur) bei Almaden, ihre Fauna, Gliederung und Verbreitung. Abh. Senckenb. Nat. Ges. **36**. Heft 3. S. 309—358. Taf. 24—27.
- Braastadt, J.**, 1915. Discinella Holsti faunaen ved Braastadelven nord for Gjøvik (with english summary). Norsk Geologisk Tidsskrift. **3**. 16 S. 3 Taf.
- Dickerson, R. E.**, 1916. Stratigraphy and Fauna of the Tejon Eocene of California. Univ. Calif. Pub. Bull. Dpt. Geology. **9**. S. 363—524. Taf. 36—46. 14 Textf.
- Dollfus, M. G. F.**, 1915. Paléontologie du Voyage à l'Île Célèbes de M. E. C. Abendanon. Voyage à l'Île Célèbes par M. E. C. Abendanon, Leiden. S. 1—57. Taf. 1—4.
- Frech, Fr.**, 1916. Geologie Kleinasiens im Bereiche der Bagdadbahn. Ergebnisse eigener Reisen und paläontologischer Untersuchungen. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **68**. A. S. 1—325. Taf. 1—24. 5 Textf.
- Girty, G. H.** Invertebrate Palaeontology of the Pennsylvanian Series in Missouri. Missouri Bureau of Geology and Mines. **13**. S. 263—375.
- Hadding, A.**, 1915. Undre och mellersta dicellograptusskiffern i Skåne och å Bornholm. Meddelelser fra Dansk Geol. Fören. **4**. 22 S.
- Hede, J. E.**, 1915. Skanes Colonusskiffer (with english summary). Lunds Univ. Årsbok, N. F., Avd. 2. **11**, No. 6. 66 S. 4⁰. 4 Taf.
- Hede, J. E.**, 1915. Ny fyndort för den siluriska Posidonomyaskiffern. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. **37**. S. 675—680.
- Högbom, A. G.**, 1915. Om djurspar i den uppländska ishafsleran (mit deutschem Resümee). Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. **37**. S. 33—44.
- Holtedahl, O.**, 1915. Fossiler fra Smølen. Norges Geol. Unders. Aarbok for 1914. 14 S. 1 Taf.
- Holtedahl, O.**, 1914. On the fossil Faunas from Per Schei's Series B in southwestern Ellesmereland. Videns.-Selsk. Kristiania. S. 1—48.
- Kittl, E. †**, 1916. Halorellenkalkte vom Vorderen Gosausee. Ann. k. k. Naturh. Hofmus. **30**. S. 51—54. Taf. 3.
- Klähn, H.**, 1915. Die Fossilien des Tertiärs zwischen Lauch und Fecht. Mitt. Naturhist. Ges. Colmar. I. Foraminifera II. Teil. II. Bryozoa. III. Ostracoda. S. 1—94. Taf. 4—14.
- Nørregaard, E. M.**, 1916. Mellem Miocene Blokke fra Esbjerg. Medd. Dansk. Geol. For. **5**. 52 S. 3 Taf.
- Oppenheim, P.**, 1916. Zur Geologie der Strophaden. Centralbl. für Min. usw. S. 221—229.

- Ravn, J. P. J. og Vogt, Th.,** 1915. Om en blok av neocom fra Hanö i Vesterdaalen (mit deutschem Resümee). Norsk Geol. Tidsskrift. **3.** 32 S.
- Ravn, J. P. J.,** 1916. Kridtfaulejringerne paa Bornholms sydvestkust og deres fauna (Resumé en français). Danmarks geol. Undersøgelse. II. Række, No. 30. 40 S. 5 Taf.
- Rollier, L.,** 1915. Fossiles nouveaux ou peu connus des terrains secondaires (mesozoïques) du Jura et des contrées environnantes. 5^{me} part. Abh. Schweiz. pal. Ges. **41.** S. 447—500. Taf. 29—32.
- Smith, W. S.,** 1916. Stratigraphy of the Skykomish Basin, Washington. Fauna of the Maloney Series. Journ. of Geol. **24.** S. 580—582. 2 Textf.
- Spriesterbach, J.,** 1915. Neue oder wenig bekannte Versteinerungen aus dem rheinischen Devon, besonders aus dem Lenneschiefer. Abh. K. Pr. Geol. Landesanst. N. F. **80.** 80 S. 23 Taf.
- Toula, F.,** 1915. Über den marinen Tegel von Neudorf an der March (Dévény-Ujfalú) in Ungarn und seine Mikrofauna. Jahrb. K. K. geol. Reichsanst. **64.** S. 635—674. Taf. 39. 1 Textf.
- Weaver, Ch. E.,** 1916. Tertiary faunal horizons of western Washington. Univ. Washington Publ. Geol. **1,** No. 1. S. 1—67. Taf. 1—5.
- Wiman, C.,** 1915. Om Visingsö-Kalkstenen vid Gränna. Geol. Fören. i Stockholm Förel. **37.** S. 367—375.
- Wykopaliska Staruiskie,** 1914. Ausgrabungen von Starunia. Elephas primigenius und Rhinoceros antiquitatis mit der begleitenden Flora und Fauna von Bayger, Hoyer, Kiernik, Kulczyński, M. Łomnicki, J. Łomnicki, Miezejewski, Niezabitowski, Raciborski, Szafer, Schille. 4^o. S. X + 386. 1 K. Atlas 2^o m. 67 Taf. Krakau.
- Zuber, R.,** 1916. Inoceramen und Nummuliten im Karpathischen Flysch bei Wygoda. Verh. K. K. geol. Reichsanst. S. 67—72. 3 Textf.

3. Foraminiferen.

- Rutten, L.,** 1914. Foraminiferenführende Gesteine von Niederländisch Neu-Guinea. Nova Guinea. Result. de l'Expéd. Sc. Néerl. à la Nouvelle-Guinée en 1903 sous les ausp. de A. Wichmann. **6.** Geologie Livr. II. S. 21—51. Taf. 6—9. 1 Textf.
- Schubert, R.,** 1914. Pavonitina styriaca, eine neue Foraminifere aus dem mittelsteirischen Schlier. Jahrb. K. K. geol. Reichsanst. **64.** S. 143 bis 148. Taf. 4.
- Toula, F.** Über den marinen Tegel von Neudorf an der March (Dévény-Ujfalú) in Ungarn und seine Mikrofauna. Jahrb. K. K. geol. Reichsanst. **64.** S. 635—674. Taf. 39. 1 Textf.

4. Spongien und Coelenteraten.

- Felix, J.,** 1916. Über Hydnophyllia und einige andere Korallen aus dem vicentiner Tertiär. Sitzber. Nat. Ges. Leipzig. **43.** S. 1—30. Taf. 1.
- Hadding, A.,** 1915. Om Glossograptus, Cryptograptus och tvenne dem närtående graptolitsläkten. Geol. Fören. i Stockh. Förel. **37.** S. 303—336.

- Richter, R.**, 1916. Zur stratigraphischen Beurteilung von *Calceola* (*Calceola sandalina* Lam. n. mut. lata und alta). N. J. für Min. usw. II. S. 31 bis 46. Taf. 3—5. 2 Textf.

5. Echinodermen.

- Bather, F. A.**, 1898—1915. Studies on Edrioasteroidea I—IX.
- Deecke, W.**, 1915. Paläontologische Betrachtungen. VIII. Über Crinoiden. N. J. für Min. usw. 2. S. 1—18.
- Clark, W. B. and Twitchell, M. W.**, 1915. The Mesozoic and Cenozoic Echinodermata of the United States. Monogr. U. S. Geol. Surv. 54. 341 S. 108 Taf.
- Lambert, J.**, 1915. Description des Echinides des Terrains Néogènes du Bassin du Rhône. Fasc. IV. Abh. Schweiz. pal. Ges. 41. S. 135—240. Taf. 13—17.
- Loescher, W.**, 1911. Zur Seeigelgattung *Echinoconus* Breynius. Festschr. Ver. f. Naturk. Cassel. S. 61—78. 18 Textf.
- Sjöberg, S.**, 1915. *Paracystus ostrogoticus* G. et Sp. N., en egendomlig palmatozo från Östergötlands chasmopskalk. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. 37. S. 171—178. 2 Taf.
- Vadász, M. E.**, 1915. Die Mediterranen Echinodermen Ungarns. Geologica Hungarica. I. Fasc. 2. 175 S. 6 Taf. 123 Textf.
- Wanner, J.**, 1916. *Ptilocrinus*, eine neue Krinoidengattung aus dem Unterdevon der Eifel. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. 68, A. S. 343—359. Taf. 28. 3 Textf.
- Wilson, H. E.**, 1916. Evolution of the Basal Plates in Monocyclic Crinoidea Camerata. Journ. of Geol. 24. I. S. 488—510. Taf. 1—3. 5 Textf. II. S. 533—553.

6. Brachiopoden.

- Holtedahl, O.**, 1916. The Strophomenidæ of the Kristiania region. Skrifter utgitt av Videnskapsselsk i Kristiania 1915.
- Rollier, L.**, 1915. Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) Jurassiques Celto-Souabes 1. part. (Lingulidés-Spiriferidés). Abh. Schweiz. pal. Ges. 41. S. 1—69.
- Weller, S.**, 1914. The Mississippian Brachiopoda of the Mississippi Valley Basin. State Geol. Surv. Illinois Monograph 1. 508 S. 83 Taf. 36 Textf.

7. Mollusken.

- Dall, W. H.** A Monograph of the Molluscan Fauna of the Orthaulax Pugnax Zone of the Oligocene of Tampa, Florida. Bull. U. S. Nat. Mus. 90.
- Gottschick, F. und Wenz, W.**, 1916. Die Sylvanaschichten von Hohenmemmingen und ihre Fauna. Nachrichtsbl. Deutsch. Malakoz. Ges. S. 17—31, 55—74, 97—113. Taf. 1.

- Wenz, W.**, 1916. Die Öpfinger Schichten der schwäbischen Rugulosakalke und ihre Beziehungen zu anderen Tertiärablagerungen. Jahresb. u. Mitt. Oberrh. geol. V. **5**. S. 162—196. Taf. 8. 5 Textf.

a) Gastropoden.

- Robinson, W. I.**, 1915. Two New Fresh-water Gastropods from the Mesozoic of Arizona. Am. J. Sc. 4th ser. **40**. S. 649—651. 1 Textf.
- Deecke, W.**, 1916. Paläontologische Betrachtungen. IX. Über Gastropoden. N. J. für Min. usw. B. B. **40**. S. 759—788.

b) Cephalopoden.

- Arthaber, G. v.**, 1916. Die Fossilführung der anisichen Stufe in der Umgebung von Trient. Jahrb. K. K. geol. Reichsanst. **65**. S. 239—260. Taf. 3—5. 3 Textf.
- Benecke, E. W. †**, 1916. Über den Internlobus der nodosen Ceratiten. Mitt. Geol. L.-A. Els.-Lothr. **9**. S. 273—280. Taf. 12.
- Born, A.**, 1916. Über einen Fund von Anarcestes im rheinischen Unterdevon. Jahrb. Niedersächs. geol. Ver. **8**. S. 15—16.
- Bülow, E. U. v.**, 1916. Über einen Phragmokon von Aulacoceras sulcatum von Hauer aus der alpinen Trias. Centralbl. f. Min. usw. S. 91—94. 1 Textf.
- Diener, C.**, 1915. Über Ammoniten mit Adventivloben. Denksch. K. Ak. W. Wien. **93**. S. 139—199. Taf. 1 u. 2.
- Diener, C.**, 1916. Bemerkungen über die Inzisionen der Suturlinie als Grundlage einer natürlichen Klassifikation der Ammoniten. Centralbl. f. Min. usw. S. 374—381.
- Diener, C.**, 1916. Einiges über Terminologie und Entwicklung der Lobenelemente in der Ammonitensutur. Centralbl. f. Min. usw. S. 553—568, 578—592. 12 Textf.
- Diener, C.**, 1916. Untersuchungen über die Wohnkammerlänge als Grundlage einer natürlichen Systematik der Ammoniten. Sitzber. K. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. I. **125**. 57 S.
- Diener, C.**, 1916. Einige Bemerkungen zur Nomenklatur der Triascephalopoden. Centralbl. f. Min. usw. S. 97—105.
- Diener, C.**, 1916. Bemerkungen zur Nomenklatur der Gattung Scaphites Park. Centralbl. f. Min. usw. S. 525—528.
- Dietz, A.**, 1916. Über bipolare Lobenzerschlitzung einiger Liasammoniten. Centralbl. f. Min. usw. S. 195—199. 6 Textf.
- Haniel, C. A.**, 1915. Ammoniten aus dem Perm der Insel Letti i. Molengraaff en Brouwer, Geologie van Letti. S. 163—166. Taf. 17.
- Koenen, A. v. †**, 1916. Die Platylenticeras-Arten des Untersten Valanginien Nordwest-Deutschland. Abh. K. Pr. Geol. Landesanst. **82**. 119 S. 25 Taf.
- Lóczy v. Lócz, L. jun.**, 1915. Monographie der Villányer Callovien-Ammoniten. Geologica Hungarica. **1**. Fasc. 3—4. 32 + 248 S. 14 Taf., 149 Textf.

- Model, R.**, 1914. Ein Beitrag zur Kenntnis der Ammonitenfauna der Macrocephalusschichten des nordwestlichen Frankenjura und vorläufige Mitteilung über das Genus Macrocephalites. Erlangen. 30 S.
- Mook, R. R.**, 1915. A New Cephalopod from the Silurian of Pennsylvania. Am. J. Sc. 4th ser. **40**. S. 617—620. 1 Textf.
- Nowak, J.**, 1916. Zur Bedeutung von Scaphites für die Gliederung der Oberkreide. Verh. K. K. geol. Reichsanst. S. 55—67.
- Salfeld, H.**, 1917. Monographie der Gattung Ringsteadia (gen. nov.). Paläontogr. **62**. S. 69—84. Taf. 8—13. 1 Textf.
- Tornquist, A.**, 1916. Die nodosen Ceratiten von Olesa in Katalonien. Sitzber. K. Ak. Wiss. Math.-nat. Kl. I. **125**. 22 S. 1 Taf.
- Wedekind, R.**, 1916. Zur Systematik der Ammonoidea. Centralbl. f. Min. usw. S. 529—538. 4 Textf.
- Wedekind, R.**, 1916. Über Lobus, Suturallobus und Inzision. Centralbl. f. Min. usw. S. 185—195. 6 Textf.

8. Würmer und Arthropoden.

- Bonnema, J. H.**, 1916. Is de Kennis der Recente Ostracoden van Belang voor de Studie der Palaeozoische? Verh. Geol.-Mijnb. Genootsch. Nederland. Geol. Ser. **3**. S. 15—19. Taf. 1.
- Botke, J.**, 1916. Het Geslacht Aechmina Jones et Hall. Verh. Geol.-Mijnb. Genootsch. Nederland. **3**. S. 21—30. Taf. 2.
- Deecke, W.**, 1915. Paläontologische Betrachtungen. VII. Über Crustaceen. N. J. f. Min. usw. **1**. S. 112—126.
- Fyan, Miss E. C.**, 1916. Some Young-Pliocene Ostracods of Timor. Konink. Ak. v. Wetensch. Amsterdam. **18**. S. 1205—1216. 1 Taf.
- Kuiper, W. N.**, 1916. Eene nieuwe Ostracode uit de bovensilurische Mergel van Mulde op Gotland. Verh. Geol.-Mijnb. Genootsch. Nederland. Geol. Ser. **3**. S. 119—121. 1 Textf.
- Meunier, F.**, 1915. Über einige fossile Insekten aus den Braunkohlenschichten (Aquitani) von Rott im Siebengebirge. 3. Th. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **67**, Abh. S. 219—230. Taf. 26, 27. 8 Textf.
- Meunier, F.**, 1916. Über einige Proctotrypidae (Bethylinae, Ceraphroninae und Scelioninae) aus dem subfossilen und rezenten Kopal von Zanzibar und von Madagaskar. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **68**. S. 391—395. Taf. 29.
- Perner, J.**, 1916. Über das Hypostom der Gattung Arethusina. Centralbl. f. Min. usw. S. 442—444. 3 Textf.
- Stolley, E.**, 1915. Über einige Brachyuren aus der Trias und dem Dogger der Alpen. Jahrb. K. K. geol. Reichsanst. **64**. S. 675—682. Taf. 40.
- Walcott, Ch. D.**, 1916. Cambrian Geology and Paleontology **3**, No. 3 — Cambrian Trilobites. Smith. Misc. Coll. **64**. No. 3. S. 155—258. Taf. 24—38.
- Walcott, Ch. D.**, 1916. Cambrian Geology and Paleontology **3**, No. 5 — Cambrian Trilobites. Smith. Misc. Coll. **64**. No. 5. S. 301—374. Taf. 45—67.

- Wedekind, R.**, 1914. Paläontologische Beiträge zur Geologie des Kellerwaldes. Abh. K. Pr. Geol. Landesanst. N. F. **69**. 83 S. 5 Taf. 26 Textf.
- Wickham, H. F.**, 1916. New fossil Coleoptera from the Florissant beds. Bull. State Univ. Journ. Iowa. **7**. S. 3—19. Taf. 1—4.

9. Wirbeltiere.

- Case, E. C.**, 1915. The Perms-Carboniferous Red Beds of North America America and their Vertebrate Fauna. Carnegie Inst. Publ. No. **200**. 176 S. 24 Taf. 50 Textf.

10. Fische.

- Hoffmann, G.**, 1916. Gerdalepis Rhenanus (Beyr. em. Hoffmann) auch bei Lüdenscheidt. Centralbl. f. Min. usw. S. 444—445.
- Hoffmann, G.**, 1916. Heilungsvorgänge an devonischen Panzerfischen. Centralbl. f. Min. usw. S. 491—495. 4 Textf.
- Hussakof, L.**, 1916. A New Cyprinid Fish, *Leuciscus rosei*, from the Miocene of British Columbia. Am. J. Sc. **42**. S. 18—20. 1 Textf.

11. Amphibien und Reptilien.

- Hennig, E.**, 1916. Kentrurosaurus, non Doryphorosaurus. Centralbl. f. Min. usw. S. 578.
- Huene, F. v.**, 1916. Beiträge zur Kenntnis der Ichthyosaurier im deutschen Muschelkalk. Paläontogr. **62**. 68 S. 7 Taf. 96 Textf. 1 Beil.
- Jaekel, O.**, 1916. Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt. Pal. Zeitschr. **2**. S. 113—214. Taf. 2—7. 62 Textf.
- Lambe, L. M.**, 1915. On *Eocerotops canadensis* gen. nov. etc. Canada Dep. Mines. Mus. Bull. **12**.
- Mehl, M. G., Toepelmann, W. C., Schwartz, G. M.**, 1916. New or Little Known Reptiles from the Trias of Arizona and New Mexico with Notes on the Fossil Bearing Horizons Near Wingate, New Mexico. Bull. Univ. Oklahoma, New Ser. No. 103. Univ. Stud. No. 5. 44 S. 1 Taf. 16 Textf.
- Mehl, M. G.**, 1916. *Caimanoidea Visheri*, a new Crocodilian from the Oligocene of South Dakota. Journ. of Geol. **24**. S. 47—56. 4 Textf.
- Nopesa, Fr. v.**, 1916. Zur Körpertemperatur der Pterosaurier. Centralbl. f. Min. usw. S. 418—419.
- Nopesa, Fr. v.**, 1916. *Doryphorosaurus* nov. nom. für *Kentrosaurus* Hennig. Centralbl. f. Min. usw. S. 511—512.
- Schroeder, H.** Wirbeltiere der Rüdersdorfer Trias. Abh. K. Pr. Geol. Landesanst. N. F. **65**. 98 S. 7 Taf. 30 Textf.
- Siebenrock, F.**, 1914. *Testudo Kalksburgensis* Toulou aus dem Leithagebirge. Jahrb. K. K. geol. Reichsanst. **64**. S. 357—362. Taf. 18.

- Simionescu, J.**, 1913. Resturi de Ichtyosaurieni in Triasul din Dobrogea. Publ. Acad. Romana, Bukarest. **5**, N. 35. 4 S. 4^o. 4 Fig.
- Stromer, E.**, 1915. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. Abh. Kgl. Bayer. Ak. Wiss. **28**, 3. S. 1—32. Taf. 1, 2.
- Watson, D. M. S.**, 1914. On the Skull of a Pariasaurian Reptile, and on the Relationship of that Type. Proc. Zool. Soc. London, P. I, S. 155 bis 180. 7 Fig.
- Wegner, Th.**, 1914. *Branca-saurus* Brancai Wegner, ein Elasmosauride aus dem Wealden Westfalens. Branca-Festschrift. S. 235—305. Taf. 5—9. 10 Textf.
- Williston, S. W.**, 1916. The Skeleton of *Trimerorhachis*. Journ. of Geol. **24**. S. 291—297. 3 Textf.
- Williston, S. W.**, 1916. *Sphenacodon* Marsh, a Permocarboniferous Theromorph Reptile from New Mexico. Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A. **2**. S. 650 bis 654. 1 Textf.
- Wiman, C.**, 1916. Blocktransport genom Saurier. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. **38**. S. 369—380.

12. Vögel.

- Munthe, H.**, 1914. Om nagra fågelfynd från senglaciala lager i Svertge. Sveriges Geol. Undersökn. **8**. S. 1—26.

13. Säugetiere.

- Barbour, H.**, 1916. Evidence of the Ligamentum Teres in Nebraska Proboscidea. Am. J. Sc. **41**. S. 251—254. 6 Textf.
- Dietrich, W. O.**, 1916. *Elephas antiquus* Recki n. f. aus dem Diluvium Deutsch-Ostafrikas usw. Arch. f. Biontologie. **4**. 1. 80 S. 8 Taf. 6 Textf.
- Dietrich, W. O.**, 1916. Über die Hand und den Fuß von *Dinotherium*. Zeitschr. dtsch. geol. Ges. **68**. B. S. 44—53.
- Ehik, J.**, 1914. Die pleistozäne Fauna der Pesköhöle im Komitat Borsod. Barlangkutató. **2**. H. 4. S. 224—229. 5 Fig.
- Frödin, G.**, 1916. Ett par nyare svenska mammutfynd (mit deutschem Resümee). Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. **33**. S. 66—85.
- Geib, K.**, 1915. Zwei Arten von Streifenhyänen aus dem deutschen Diluvium. Jahrb. Nassauisch. V. Naturk. **68**. 20 S. 2 Fig.
- Grönwall, K. A.**, 1916. Om ett förmodat mammutfynd vid Falkenberg från 1700-talet. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. **38**. S. 86—90.
- Hay, O. P.**, 1916. Contributions to the Knowledge of the Mammals of the Pleistocene of North America. Proc. U. S. Nat. Mus. **48**. S. 515—575. Taf. 30—37.

- Hoyer, H.**, 1915. Die Untersuchungsergebnisse am Kopfe des in Starunia in Galizien ausgegrabenen Kadavers von *Rhinoceros antiquitatis* Blum. Z. f. Morph. u. Anthrop. **19**, H. 4. S. 419—492. 3 Taf. 6 Fig.
- Janensch, V. und Dietrich, W.**, 1916. Nachweis der ersten Prämolaren an einem jugendlichen Oberkiefergebiss von *Stegodon Airawana* Mart. Sitzber. Ges. naturf. Fr. Berlin. S. 126—136. Taf. 3.
- Kormos, Th.**, 1914. Die südrussische Bisamspitzmaus (*Desmana moschata* Pall.) im Pleistozän Ungarns. Barlangkutató. **2**, H. 4. S. 206—211.
- Kormos, Th.**, 1914. Über die überzähligen Prämolaren des Höhlenbären. Barlangkutató. **2**, H. 4. S. 229—332.
- Kormos, Th.**, 1914. Zur Fauna der Knochenhöhle im Kalku-Szamos-Tal. Barlangkutató. **2**, H. 3. S. 163—165.
- Merriam, J. C.** New Species of the Hipparion-Group from the Pacific Coast and Great Basin Provinces of North America. Univ. Berkeley California Publ. Geol. Vol. 9. N. 1/2. 8 S. 5 Fig.
- Nordman, V.**, 1915. On Remains of Reindeer and Beaver from the Commencement of the Postglacial Period in Denmark. Danmarks geol. Undersøgelse. II Række, No. 28. 24 S.
- Schlesinger, G.**, 1916. Meine Antwort in der Planifrons-Frage. I. Die Herkunft des *Elephas antiquus*. Centralbl. f. Min. usw. S. 32—46, 56 70. 4 Textf.
- Schlesinger, G.**, 1916. Die Planifronsmolaren von Dobermannsdorf und Laaerberg in Niederösterreich. Pal. Zeitschr. **2**. S. 215—224.
- Schlosser, M.**, 1916. Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstättre Gegend. Abh. K. Bayer. Ak. Wiss. **28**. Nr. 6. S. 1—78. Taf. 1—6. 2 Textf.
- Schwalbe, G. †.** Nachtrag zu meiner Arbeit „Über den fossilen Affen *Oreopithecus Bamboli*“. Z. f. Morph. u. Anthropol. **19**, H. 4. S. 501—507.
- Soergel, W.**, 1914. Die diluvialen Säugetiere Badens. Ein Beitrag zur Paläontologie und Geologie des Diluviums. I. Teil. Älteres und mittleres Diluvium. Mitt. Großh. Bad. Geol. Landesanst. **9**. 254 S. 5 Taf.
- Soergel, W.**, 1915. Die pliocänen Proboscider der Mosbacher Sande. Jahresb. u. Mitt. Oberh. geol. V. **5**. S. 155—161. Taf. 7.
- Soergel, W.**, 1915. Das vermeintliche Vorkommen von *Elephas planifrons* Falc. in Niederösterreich. Pal. Zeitschr. **2**. S. 1—65. 2 Textf.
- Stefano, G. de.**, 1914. Nuovo contributo alla dimostrazione che gli Avanzi dei mammiferi fossili della raccolta Pisani appartengono all'isola di Pianosa. Riv. Ital. di Paleontol. **20**. Fasc. 2. S. 69—72.
- Stehlin, H. G.**, 1916. Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. Kritischer Katalog der Materialien. 7. Teil. 2. Hälfte. Abh. Schweiz. pal. Ges. **41**. S. 1289—1552. Taf. 21—22. 82 Textf.
- Winge, H.** Jordfundne og nulevende Gumlere (*Edentata*) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med Udsigt over Gumlernes indbyrdes Slægtscab. Samling of Abhandl. **3**. Halvbd. 2. 321 S. 42 Taf.

Wykopaliska Starunskie. 1914. Ausgrabungen von Starunia. *Elephas primigenius* und *Rhinoceros antiquitatis* mit der begleitenden Flora und Fauna von Bayger, Hoyer, Kiernik, Kulczynski, M. Łomnicki, J. Łomnicki, Mizejewski. Niezabitowski. Raciborski, Szafer, Schille. 4^o. S. X + 386. 1 K. Atlas 2^o m. 67 Taf. Krakau.

14. Mensch.

Sellards, E. H., 1916. On the Discovery Fossil Human Remains in Florida with Extinct Vertebrates. *Am. J. Sc.* **42.** S. 1 -18. 12 Textf.

Osborn, H. F., 1915. *Men of the Old Stone Age: their Environment, Life and Art.* New York (C. Scribner's Sons).

15. Pflanzen.

Antevs, E., 1915. Einige Bemerkungen über *Cycadopteris Brauniana* Zigno und *C. Zeilleri* n. sp. *Geol. Fören. i Stockholm Förhandl.* **37.** S. 376 bis 384.

Antevs, E., 1916. Das Fehlen resp. Vorkommen der Jahresringe in paläo- und mesozoischen Hölzern und das klimatische Zeugnis dieser Erscheinungen. *Geol. Fören. i Stockholm Förhandl.* **38.** S. 212 -219.

Backlund, H., 1916. On fossil plants from Solitude (Ensomhed) Island. *Geol. Fören. i Stockholm Förhandl.* **38.** S. 265—266.

Bassler, H., 1916. A Cycadophyte from the North American Coal Measures. *Am. J. Sc.* **42.** S. 21—26. 2 Textf.

Berry, E. W. The Upper Cretaceous floras of the world. Maryland Geol. Surv. Upp. Cretac. Rep. S. 183—313.

Berry, E. W., 1914. The Upper Cretaceous and Eocene Floras of South Carolina and Georgia. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. **84.** 200 S. 29 Taf. 12 Textf.

Berry, W., 1916. A Petrified Palm from the Cretaceous of New Jersey. *Am. J. Sc.* **41.** S. 193 -197. 4 Textf.

Halden, B. E., 1915. Det interglaciala Bollnäsfyndets stratografi (mit deutschem Resümee). *Geol. Fören. i Stockholm Förhandl.* **37.** S. 452—479.

Halle, T. G., 1916. Lower Devonian Plants from Røragen in Norway. *Kungl. Svenska Vet. Handl.* **57,** No. 1. 46 S. 4 Taf. 1 Textf.

Halle, T. G., 1916. A fossil Sporogonium from the Lower Devonian of Røragen in Norway. *Botaniska Notiser.* S. 79—81.

Halle, T. G., 1915. Some xerophytic leaf-structures in mesozoic plants. *Geol. Fören. i Stockholm Förhandl.* **37.** S. 493—520.

Kidston, F. R. S. L. and E. F. G. S. and Jongmans, W. J., 1915. A Monograph of the Calamites of Western Europe. — Flora of the Carbonif. of the Netherlands etc. by Jongmans. vol. 1. Meddedeel. v. d. Rijksopep. v. Delftst. No. 7. Atlas T. 1—158.

Nathorst, A. G., 1915. Tertiäre Pflanzenreste aus Ellesmere Land. Rep. of the second Norw. Arc. Exp. in the Fram 1898—1902. **16.** 16 S. 2 Taf. 2 Textf.

- Sernander, B.**, 1915—1916. Svenska Kalktuffer. Geol. Fören. i Stockholm Förbandl. **37**. S. 521—554. **38**. S. 127—190.
- Sinnot, E. W.** and **Bartlett, H. H.**, 1916. Coniferous Woods of the Potomac Formation. Am. J. Sc. **41**. S. 276—283. 18 Textf.
- Smith, W. S.**, 1916. Stratigraphy of the Skykomish Basin, Washington. Flora of the Swank Series. Journ. of Geol. **24**. S. 571—580. 7 Textf.
- Wykopaliska Starunskie**, 1914. Ausgrabungen von Starunia. Elephas primigenius und Rhinoceros antiquitatis mit der begleitenden Flora und Fauna von Bayger, Hoyer, Kiernik, Kulczynski, M. Łomnicki, J. Łomnicki, Miezejewski, Niezabitowski, Raciborski, Szafer, Schille. 4^o. S. X + 386. 1 K. Atlas 2^o m. 67 Taf. Krakau.

QH
431
ALM6
v. 18

Molecular & general genetics;
MGG

Biological
& Medical
Serials

PLEASE DO NOT REMOVE
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

